STATENS VÄXTSKYDDSANSTALT
MEDDELANDE N:r 57

UNDERSÖKNINGAR RÖRANDE POTATISBLADMÖGLET, PHYTOPHTHORA INFESTANS (MONT.) DE BY.

1. Metodologisk undersökning angående prövningen av potatisblastens resistens mot bladmöglet

AV

N. KAMMERMANN

Deutsche Zusammenfassung.



STOCKHOLM 1950

STATENS VÄXTSKYDDSANSTALT
MEDDELANDE N:r 57

UNDERSÖKNINGAR RÖRANDE POTATISBLAD-MÖGLET, PHYTOPHTHORA INFESTANS (MONT.) DE BY.

1. Metodologisk undersökning angående prövningen av potatisblastens resistens mot bladmöglet

AV

N. KAMMERMANN

Deutsche Zusammenfassung.



STOCKHOLM 1950



Emil Kihlströms Tryckeri A.-B.
Stockholm 1950
501570

Innehåll.

Förord.

I det följande framlägges resultatet av experimentella undersökningar, som påbörjades hösten 1948 vid Statens växtskyddsanstalt i Stockholm. Målet var från början utarbetandet av en noggrann och enkel metodik för prövning av potatisplantors resistens mot potatisbladmöglet, *Phytophthora infestans* (Mont.) De By. Hithörande frågor ha jämförelsevis föga behandlats i den för övrigt rikhaltiga litteraturen om *Phytophthora*-resistensen. Såväl teoretiskt som praktiskt har nämligen forskarnas intresse mest ägnats brunrötan, d. v. s. k n ö l a r n a s resistens mot bladmöglet. Ur förädlingssynpunkt är det emellertid av stor praktisk betydelse att på tidigast möjliga stadium få ett begrepp också om b l a s t e n s resistens och föreliggande undersökningar ha framför allt tagit hänsyn därtill.

Under arbetets gång aktualiserades en hel del olika problem, varav dock endast två kunde ägnas större uppmärksamhet, nämligen den här behandlade, rent metodologiska sidan av saken, och relationen mellan potatisblastens peroxidasaktivitet och *Phytophthora*-resistensen, för vilken skall redogöras i ett senare meddelande.

Inledning.

Resistensförädlingen mot potatisbladmöglet har under det sista årtiondet på en del håll i utlandet varit synnerligen framgångsrik, så att en hel rad immuna respektive höggradigt motståndskraftiga (jfr s. 10) sorter numera uppges vara tillgängliga. En av förutsättningarna för att resistensförädlingen skall kunna bedrivas i större skala är kunskapen om prövningsmetoder som tillåta en utgallring av mottagligt växtmaterial på ett tidigt stadium. Vi kunna härvid arbetsmässigt sett skilja mellan två olika målsättningar.

I utlandet tycks man först och främst vara inriktad på framskapandet av *Phytophthora*-i m m u n a potatissorter. Denna målsättning förefaller utan tvekan vara ganska naturlig och erbjuder även metodiskt en rad fördelar. Det tycks således ej finnas några större svårigheter att genom artkorsning med t. ex. *Solanum demissum* förse förädlingsmaterialet med resistensgener, som saknas hos potatissorter av ren *S. tuberosum*-typ (jfr t. ex. Reddick 1934, Sidorov 1937, Thung 1947, Müller and Behr 1949). Även prövningsmetodiken, den oftast använda biologiska prövningen, erbjuder härvid många fördelar och är lätt att genomföra. Vissa till en början ganska överraskande bakslag ha dock gjort att utsikterna att få fram sorter av mera varaktig resistens dragits i tvivelsmål. Som under de sista åren konstaterats, föreligger det en hel rad fysiologiska raser av *Phytophthora infestans,* och det har därför kunnat inträffa att potatissorter, vilka efter biologisk prövning med tillgängliga raser av parasiten karakteriserats som immuna, på fältet visat sig mottagliga (Lehmann 1938). Likaledes har en viss »plasticitet» eller modifierbarhet hos svampen konstaterats, varför vitalitetsstegringar tyckas vara möjliga och leda till att tidigare immuna plantor allvarligt angripas (jfr Black 1947).

Detta har ansetts motivera, att förädlingsarbetet även fortsättes enligt äldre linjer, vilka innebära urval ur korsningar av uteslutande *S. tuberosum*-sorter. Härigenom uppnås visserligen ej fullständig resistens mot potatisbladmöglet, men i bästa fall en betydlig minskning av de mycket stora skördeförluster, som eljest nästan årligen förorsakas av svampen. Det tycks nämligen förhålla sig så, att motståndskraftiga sorter, erhållna genom korsningar inom *Solanum tuberosum* bibehålla sin motståndskraft under naturliga förhållanden och att de olika förefintliga fysiologiska raserna av

svampen bete sig i stort sett likadant inför en och samma *S. tuberosum*-sort (LEHMANN 1938). Resistensprövningen och urvalet av de mest motståndskraftiga plantorna ur sådana korsningar erbjuder många svårigheter eftersom resistensskillnaderna mellan plantorna av samma korsning ofta äro mycket små.

I föreliggande undersökning har hänsyn tagits till båda målsättningarna. Den biologiska prövningen med målet att utvälja immuna plantor erbjuder som nämnts inga svårigheter fastän resultaten huvudsakligen äro begränsade till att gälla plantornas reaktion mot de fysiologiska raser av svampen, vilka finnas tillgängliga vid prövningen.

Vid urval av relativt motståndskraftiga plantor ur korsningar inom *Solanum tuberosum* måste granskningen ske mycket omsorgsfullt. Flera sjukdomssymptom kunde härvid tänkas komma till användning som indikatorer, och frågan är, vilket av symptomen som på enklaste och noggrannaste sätt tillåter bestämda slutsatser om den infekterade plantans resistens.

I den för övrigt så omfattande litteraturen om *Phytophthora infestans* finns en undersökning, som speciellt sysslar med dessa problem, nämligen ett arbete av VOWINCKEL (1926). Andra förf., som ägnat dessa frågor en mer eller mindre ingående uppmärksamhet, är SIDOROV (1937), GRECHUSHNIKOV (1939) och JOHNSON (1947). Inget av de av dessa eller andra författare föreslagna förfaringssätten har dock synts vara utan vidare ägnat att utgöra grundval för rutinmässiga prövningar av ett större växtmaterial. Som framgår av det följande har jag därför undersökt möjligheterna av andra bedömningsgrunder och därigenom kommit fram till en delvis ny metodik för fastställande av potatisblastens bladmögelresistens. Undersökning av det förädlingstekniska värdet av denna metodik har påbörjats i samarbete med docent O. TEDIN, Sveriges Utsädesförening, Svalöv, som har ställt material från både mottagliga och »resistenta» nykorsningar till förfogande.

För att undvika onödiga upprepningar har endast en liten del av de utförda försöken här refererats. Undersökningsmaterialets storlek har bestämts dels av de rent praktiska möjligheterna, dels av behovet att bedöma värdet av tidigare i ämnet publicerade arbeten.

I. Material, metodik och frågeställning.

Mycel av *Phytophthora infestans* isolerades från bladmögelangripna potatisblad och brunröteskadade knölar, härstammande från nio olika ställen i landet. Svampen odlades i fortsättningen dels på potatisknölar enligt gängse metodik (ROEMER, FUCHS, ISENBECK 1938), dels på ett agarsubstrat, som utexperimenterats med stöd av ett arbete av SNIESZKO et al. (1947). Substratet visade sig lämpligt både vid isolering av ensporkulturer och vid längre tids odling av svampen i kulturrör. Dess sammansättning anges här:

200 ml veteextrakt
15 g agar
10 g dextros
0,02 g $FeCl_3$
aqua dest. ad 1.000 ml.

Veteextraktet framställdes genom 1 timmes kokning av 20 g vete i 200 ml dest. vatten. Den fria vätskan blandades med den vätska, som erhölls genom pressning av vetekornen, varefter blandningen silades genom silduk.

Vid framställning av svärmsporsuspensioner följdes i stort sett den av VOWINCKEL (1926) utförligt beskrivna metodiken (jfr CROSIER 1933, MELHUS 1915). Mycel med sporangier från infekterade potatisknölar eller infekterade blad sköljdes i litet destillerat vatten. Den sålunda erhållna sporangiesuspensionen hälldes i en glaskolv, vilken sedermera placerades i termostat eller under kallt rinnande vatten för en tid av 2–3 timmar. Vid en temperatur av 13° C utdifferentierades svärmsporerna i sporangiesuspensionen, vilken sedan allt efter försökets art antingen med en liten pipett eller med en finfördelande spruta i droppform överfördes till försöksväxterna.

Övriga försöksanordningar samt det prövade materialets beskaffenhet återges vid varje försök speciellt.

Vid bedömningen av potatisblastens resistensgrad efter artificiell infektion har som nämnts olika moment ansetts kunna vara vägledande. VOWINCKEL (1926) infekterade avskurna blad från en hel rad olika sorter

med svampens svärmsporer och granskade sambandet mellan sortens resistens — bedömd efter sortens reaktion under fältförhållanden — och några av de på bladen framkommande symptomen. Han kom till slutsatsen, att en mätning av mycelets tillväxthastighet i bladparenkymet kunde ge upplysningar om sortens resistens, men stannade dock vid en metodik, som innebär en granskning av ett stort antal infektionsställen med hänsyn till antalet sporangier samt antalet sporangiebärare vid fruktifikationens början. Han införde en fyrgradig skala, enligt vilken t. ex. riklig fruktifikation utmärktes av att per infektionsställe bildats minst 5 sporangiebärare med 5 sporangier var. Räkningen företogs med lupp eller — i några fall — med hjälp av mikroskop. V. gjorde även försök att indela försöksmaterialet endast efter procenttalet fruktificerande infektionsställen och erhöll en viss korrelation med sorternas på fältet konstaterade resistens.

På andra håll antydes möjligheten att bedöma bladmögelresistensen med ledning av mängden framkommet luftmycel (Sidorov 1937) eller den hastighet, med vilken efter infektionen nekroserna bildas, och den omfattning dessa få (Grechushnikov 1939). Johnson (1947) konstaterade, att antalet primära infektionsställen under vissa förutsättningar kunde ge ett tämligen gott uttryck för sortens resistens.

Det tycks således knappast finnas något av svampangreppet förorsakat sjukdomssymptom, som ej åtminstone antydningsvis har nämnts i samband med uppskattningar av *Phytophthora*-resistensen. Man kan fråga sig, vilka symptom som bäst kunna läggas till grund för rutinmässiga prov, vilka samtidigt måste vara både lätt utförbara och noggranna, eftersom vid bedömning av plantor ur *Solanum tuberosum*-korsningar ofta mycket små nyanser i symptomens styrka måste bli avgörande.

Vi stöta här även på frågan, i vilket stadium av plantornas utveckling prövningen skall genomföras. Immuna potatisplantor tyckas bibehålla sitt specifika reaktionssätt under alla utvecklingsstadier (Black 1943, Müller 1931). Eftersom det ej finnes skäl att antaga, att mottagliga plantor i detta avseende förhålla sig principiellt annorlunda än immuna, kunna vi välja mellan flera alternativ. Av dessa ter sig en infektion, åtföljd av utgallring bland de unga fröplantorna, som mest ändamålsenlig. Att företaga infektionen på avskurna blad från sådana plantor skulle innebära en för närvarande ganska onödig komplikation. Dock kan detta förfaringssätt under vissa förhållanden anses vara motiverat, varför det liksom även infektion av potatisplantor på fältet, har berörts i detta arbete.

Terminologien rörande resistens och immunitet tycks f. n. befinna sig i stöpsleven. Jag har dock här i överensstämmelse med den äldre terminologien betecknat plantor, vilka ej heller endast obetydligt (mycket små nekrosfläckar) kunna skadas av svampen, såsom immuna, medan plantor av vanlig typ beskrivas som i växlande grad resistenta respektive mottag-

liga. Av de för övrigt använda termerna innebära: Infektionstiden — tiden mellan infektionens början och dess avslutning. Inkubationstiden — tidrymden mellan infektionens början och de första sjukdomssymptomens framträdande. Fruktifikationstiden — tiden mellan infektionen och fruktifikationens början (Gäumann 1946).

II. Sambandet mellan bladmögelresistens och vissa infektionssymptom.

Försök 1. *Korrelationen mellan resistensen och*
a) *antalet primära infektionsställen,*
b) *inkubationstiden jämte nekrosfläckarnas diameter,*
c) *luftmycelproduktionen.*

a) Johnson (1947) beskriver några experiment, som visa, att antalet primärnekroser på blasten under vissa förhållanden kan vara någorlunda proportionellt mot sortens resistens. Vid 24 timmars exponeringstid i fuktig kammare voro förhållandena för gynnsamma för svampen, så att alla sorter oavsett resistensen blevo infekterade i lika hög grad. Resistensskillnader kunde däremot konstateras vid en exponeringstid av 6 till 12 timmar.

Dessa resultat tycktes överensstämma med vissa av mina iakttagelser och orienterande försök. Frågan var dock, om det är möjligt, att använda denna bedömningsmetod vid större rutinmässiga prövningar. Detta skulle först och främst förutsätta, att smittämnet, d. v. s. svärmsporerna eller sporangierna, kunde fördelas jämnt på de olika plantorna, utan att särskilda tidskrävande kontrollåtgärder behövde tillgripas.

I växthus uppdrogos fyrtio plantor från potatisknölar tillhörande 10 olika sorter. Vid en tidpunkt, då plantorna hade utvecklat mellan 9 och 12 blad infekterades de med en gles zoosporsuspension, som hade framställts genom sköljning av *Phytophthora*-infekterade blad med sporangier i destillerat vatten. Svärmsporsuspensionen sprutades så likartat som praktiskt möjligt på varje blads undersida och dessutom sprutades uppifrån en bestämd mängd av suspensionen på varje planta. Plantorna placerades sedan över natten i fyra stycken »fuktiga kammare» (glashuvar) i växthus. De första två dagarna tillätos bladytorna att torka under 8 timmar dagligen genom att glashuvarna togos bort.

Infektionen utfördes den 2 mars, och de första symptomen, mer eller mindre utpräglade nekrosfläckar, blevo synliga tre dagar senare.

Antalet primära infektionspunkter räknades och återfinnas i tabell 1 a (protokollsiffrorna äro här omräknade per 10 småblad för varje planta).

Uppgifterna om sorternas resistens i denna och även i följande tabeller äro sammanställda med ledning av praktiska erfarenheter (LINDFORS 1940). De härvid använda beteckningarna innebära

0 oemottaglig (immun)
1 mycket motståndskraftig
2 tämligen motståndskraftig
3 tämligen mottaglig
4 mycket mottaglig

Tabell 1 a och b. *a. Antalet primära infektionspunkter på 10 småblad av varje planta tredje dagen efter infektionen.*

[Die Anzahl primärer Infektionsstellen auf 10 Fiederblättern jeder Pflanze am dritten Tag nach der Infektion].

b. Nekrosdiameter tredje dagen efter infektionen. Genomsnittsvärden för 9—11 småblad från varje planta (mm).

[Diameter der Nekrosen am dritten Tag nach der Infektion. Durchschnittswerte von 9—11 Fiederblättern jeder Pflanze in mm].

Sort (Sorte)	Resistens Gradering (Gradierung) 0—4*	a: Ant. prim. infektionsp. (Die Anzahl prim. Infektionsstellen) — Planta nr (Pflanze Nr.)				b: Nekrosdiam. i mm (Diam. d. Nekrosen in Mm) — Planta nr (Pflanze Nr.)			
		1	2	3	4	1	2	3	4
Ackersegen	1	17,5	30,0	22,5	21,0	2,4	3,3	3,6	2,4
Alpha	1	11,1	36,3	27,1	23,3	1,7	3,1	1,1	1,9
Voran	1—2	51,0	15,0	16,0	10,0	2,9	2,6	2,4	0,9
President	1—2	8,9	11,4	12,5	8,2	1,8	1,0	0,9	0,7
Pr. Wohltmann	2	17,7	26,7	6,3	12,0	1,3	2,0	1,0	1,2
Majestic	2—3	32,0	8,2	17,8	12,0	3,2	1,8	3,2	1,8
King George	2—3	32,0	11,0	24,4	13,0	2,4	2,2	2,6	1,4
Up-to-date	3	22,5	20,0	17,0	27,5	2,5	2,6	2,1	1,5
Irish Cobbler	4	21,4	30,0	26,7	21,0	2,0	3,4	2,9	2,0
Early Puritan	4	33,6	22,2	37,8	29,0	3,4	2,8	2,6	1,5

* LINDFORS 1940.

Resultatet visar, att någon korrelation mellan resistens och antalet primära infektionspunkter ej förelåg under rådande försöksförhållanden. Med hänsyn till den stora variationen både mellan de fyra plantorna av samma sort och mellan de olika sorterna tillhörande samma resistensgrupp förefaller det osannolikt, att en tillfredsställande metodik skulle kunna utarbetas på

denna basis. Även om en del förbättringar kunde åstadkommas genom förkortad exponering i fuktig kammare och olika försiktighetsmått, skulle osäkerheten med hänsyn till fördelningen av smittämnet vid infektionstillfället minska resultatens värde.

b) Den i samband med svampmycelets utbredning uppkommande nekrotiseringen av bladvävnaden har uppgivits vara i så måtto karakteristisk för bladens resistensgrad, att en stark och tidigt utbildad, mörk nekros skulle vara ett uttryck för hög resistens hos den angripna plantan. (GRECHUSHNIKOV 1939.)

Materialet från försök 1 a. undersöktes genom mätning av nekrosernas diameter efter inkubationstidens slut, d. v. s. vid en tidpunkt, då alla plantorna visade de första med blotta ögat synliga sjukdomssymptomen. (Symptomatiska skillnader i inkubationstidens längd kunde ej påvisas i materialet).

Resultaten (se tab. 1 b) äro genomsnittsvärden för 9—11 blad från varje infekterad planta. *Lika litet som i försök 1 a kunde någon korrelation mellan de iakttagna symptomen och sorternas resistens konstateras.*[1]

Inkubationstiden är tydligen vid försök i växthus i regel mycket kort varför sorttypiska skillnader, vilka eventuellt kunde tänkas komma fram under naturliga förhållanden, knappast kunna göra sig gällande tillräckligt tydligt.

Sambandet mellan sorternas resistens och nekrosernas storlek under något senare stadium av sjukdomsförloppet har för övrigt granskats i försök 2.

c) Sporangieproduktionens intensitet och fruktifikationstiden (jfr. kap. I) ha av flera författare (SIDOROV 1937, VOWINCKEL 1926) särskilt uppmärksammats och en på dessa båda faktorer baserad resistensbedömning förefaller av flera skäl vara genomförbar.

I VOWINCKELS försök (infektion av avskurna blad) var fruktifikationstiden oftast endast 3 dygn med en skillnad mellan potatissorterna av upp till 24 timmar. I mina egna försök (hela plantor i kruka) var fruktifikationstiden ofta 4—5 dygn och skillnaderna mellan fruktifikationstiderna för t. ex. sorterna Early Puritan och Ackersegen maximalt 24 timmar. Skillnaderna i fruktifikationstid äro alltså under sådana förhållanden relativt små. Vad dylika obetydliga differenser i praktiken betyda har av VOWINCKEL antytts med hänvisning till att bladmöglets utbredning på fältet sker i »geometrisk progression»; en i begynnelsestadiet obetydlig skillnad kommer därför att på kort tid avsevärt ökas. Vidare är enligt mina erfarenheter fruktifikationstiden på fältet avsevärt längre än i växthus. Medan i mina försök fruktifikationstiden hos t. ex. President var 4—5 dygn i växthus,

[1] Ett annat infektionsförsök med ett 40-tal sorter (däribland även några immuna) gav samma resultat.

var den vid fältförsök med samma sort (se kap. V) 9 dygn (första sjukdomstecken efter 6 dygn). Sannolikt ökas skillnaderna i fruktifikationstid mellan olika sorter i proportion till denna förlängning av fruktifikationstiden. Man får således komma ihåg, att skillnader mellan olika potatissorter, som erhållas under laboratorieförhållanden, måste uppfattas som relativa, ej som absoluta. Emellertid är ju fruktifikationen endast en av yttringarna av resistensskillnaderna mellan sorterna. Detta framgår bl. a. av att antalet primärnekroser vid besprutning av potatisplantor med en given mängd av en sporsuspension under vissa försöksförhållanden är beroende av sortresistensen (jfr JOHNSON 1947); antalet lyckade infektioner står följaktligen icke enbart i förhållande till sporernas antal. Sortresistensen är möjligen även bestämmande för parasitens chans att överleva klimatiskt »ogynnsamma» avsnitt av växtperioden m. m.

Resistensfaktorerna yttra sig således icke endast genom fruktifikationens växlande styrka utan även genom vissa andra fenomen; då dessa dock i stort sett förefalla att variera parallellt med fruktifikationsintensiteten, kan denna även uppfattas som ett ungefärligt mått på styrkan hos andra på sjukdomens spridning inverkande faktorer.

Det tycks således vara lätt att teoretiskt förklara, varför fruktifikationstiden och -intensiteten kunde tänkas utgöra goda mått på sorternas resistens. Svårigheterna att fastställa fruktifikationsintensiteten (= sporangiernas antal) äro dock avsevärda. I det följande har därför resistensbedömningen baserats på en gradering av »luftmycelet», vilket torde vara möjligt eftersom sporangiernas antal i stort sett varierar parallellt med luftmycelproduktionen. (Termen »luftmycel» omfattar här och i det följande samtliga på bladytorna framkommande organ av svampen, alltså både vegetativa hyfer, sporangiebärare och sporangier, vilka tillsammans bilda det för blotta ögat synliga »luddet», »bladmöglet», på de *Phytophthora*-angripna bladen.) Dessutom ha observationerna utförts under flera dagar, så att skillnaderna mellan plantor av olika resistensgrader på ett säkrare sätt kunde följas.

På varje planta (se försök 1 a) graderades fjärde till sjunde dagen efter infektionen 9—11 blad genom uppskattning av luftmycelets styrka med siffror från 0—4.

Härvid betydde: 0 ingen, 1 svag, 2 medelstark, 3 stark och 4 mycket stark luftmycelproduktion. En sådan gradering är åtminstone första avläsningsdagen genomförbar utan några svårigheter. Senare kan bedömningen underlättas genom uppskattning av den luftmycelproducerande zonens bredd.

De för varje blad av en planta vid observationstillfället erhållna siffrorna adderades, och summorna gjordes jämförbara genom justering av värdena för plantor med från 10 avvikande bladantal. De i nedanstående tabell 1 c upptagna siffrorna utgöra medelvärden av summorna från fyra plantor av varje sort.

Innan vi diskutera siffrorna i tabellen, kan det vara lämligt påpeka några felkällor, som kunna tänkas vidhäfta försöket. För att underlätta bedömningen har i följande tabell ej tagits hänsyn till totalantalet infektionspunkter på varje planta. Men som tabell 1 a visade, förefanns det härvidlag en mycket stor variation mellan olika sorter och olika plantor av samma sort. Detta förhållande måste spela en viss roll vid fruktifikationens början, här fjärde dagen efter infektionen. De relativt höga värdena för mycelproduktionen hos sorterna Ackersegen och Alpha kunna kanske delvis tillskrivas det stora antalet primära infektionspunkter hos dessa sorter, eftersom chansen att luftmycel skulle ha hunnit utbildas på någon eller några infektionspunkter vid tidpunkten för observationen naturligtvis ökats parallellt med primärinfektionernas antal. (Det skall här endast anmärkas, att denna eventuella felkälla uteslutits vid senare utförda försök.)

Även sorternas varierande mognadstid och utvecklingsrytm kan av vissa skäl vålla en del besvär i detta sammanhang. Fastän det icke är möjligt att helt utesluta denna felkälla kan dess verkan avsevärt minskas. (Testningen utföres antingen med så unga plantor som praktiskt möjligt eller med ett plantmaterial som vad beträffar utvecklingsrytm är fullt jämförbart).

Uppgifterna om sorternas resistens äro som tidigare nämnts sammanställda enligt observationer gjorda under naturliga förhållanden. De utgöra således en uppskattning av »fältresistensen», där faktorer som sorternas varierande växtsätt, anatomiska detaljer m. m. kunna modifiera den »inre» fysiologiskt betingade resistensen. Det är dock endast den sistnämnda som kan uppskattas genom fruktifikationsintensiteten. Tar man sedan i betraktande, att endast fyra plantor av varje sort ingingo i försöket, bli vissa skillnader mellan »väntat» och »funnet», d. v. s. mellan mycelproduktionen och resistensgrad i tabell 1 c, lätt förklarliga.

Vi se att svampen som regel börjar utbilda luftmycel tidigare och med större intensitet på mera mottagliga sorter. Fjärde dagen efter infektionen ligga tre mottagliga sorter (King George, Up-to-date, Early Puritan) högst, medan tre mera resistenta (Voran, President, Pr. Wohltmann) och en mottaglig sort (Irish Cobbler) ännu ej ha påbörjat luftmycelproduktionen; Ackersegen, Alpha och Majestic inta en mellanställning med begynnande, svag mycelproduktion. Skulle bedömningen således endast ha skett denna observationsdag skulle vi visserligen med rätta kunna karakterisera 3 av de 11 sorterna som mottagliga, men det skulle inte vara möjligt att skilja mellan de övriga. Femte dagen efter infektionen har dock bilden klarnat ytterligare. Man kan nu urskilja två grupper av sorter, en med mycelvärden mellan 3,9 och 8,8 och bestående av fyra motståndskraftiga sorter, en annan grupp med mycelvärden mellan 16,3 och 26,5, där de ingående sorterna — med undantag av Alpha — kunna karakteriseras som mer eller

Tabell 1 c. *Luftmycelproduktionen fjärde till sjunde dagen efter infektionen. Medelvärden av summorna från fyra plantor av varje sort.*

[Die Luftmyzelproduktion vom vierten bis zum siebenten Tage nach der Infektion. Mittelwerte der Summen von je vier Pflanzen].

Sort (Sorte)	Resistens (Resistenz)	Luftmycel på 10 blad. Medelvärden av fyra plantor. (Luftmyzel auf 10 Blättern. Mittelwerte von je 4 Pflanze jeder Sorte). Observationsdag (Tag) 4	5	6	7
Ackersegen	1	0,5	8,8	18,0	10,4
Alpha	1	0,6	21,7	24,0	9,7
Voran	1—2	0,0	4,0	13,2	12,5
President	1—2	0,0	8,2	19,9	8,7
Pr. Wohltmann	2	0,0	3,9	11,0	8,0
Majestic	2—3	0,5	16,3	10,8	4,3
King George V	2—3	2,1	20,3	12,6	5,5
Up-to-date	3	4,7	29,9	19,3	11,1
Irish Cobbler	4	0,0	17,7	16,3	9,0
Early Puritan	4	2,9	26,5	16,6	4,8

mindre mottagliga. Om man bortser från Alpha, vars undantagsställning i sammanhanget tills vidare måste lämnas oförklarad, visa mycelvärdena således tämligen god överensstämmelse med respektive sorters från praktiken kända resistensgrad.

För att åskådliggöra vissa principiella skillnader i »luftmycelkurvornas» förlopp ha i fig. 1 värdena för två mottagliga och två motståndskraftiga sorter inritats. Siffrorna intill sortnamnen i figuren ange respektive sorters fältresistens. Motståndskraftiga sorter kunna visserligen ibland visa lika hög luftmycelproduktion som mottagliga. Det är dock karakteristiskt, att kurvorna hos samtliga motståndskraftiga sorter stiga ända till sex dygn efter infektionen, medan mottagliga uppnå sitt maximum 24 timmar tidigare. (Även Alpha kan på detta sätt inordnas bland de mera motståndskraftiga sorterna). Den följande minskningen av luftmycelproduktionen förorsakas av, att några av de granskade bladen då börja vissna. Tidpunkten vid vilken detta brukar ske, förefaller framför allt vara beroende av mycelets tillväxthastighet i bladvävnaden — en sortegenskap som senare skall beröras. Kurvorna i figuren grunda sig, som nämnts, på en uppskattning av mycelproduktionen på plantor i växthus, men kan även ge en antydan om förloppet under naturliga förhållanden. Dock måste vi då tänka oss kurvorna utdragna på en ungefär dubbelt så stor tidsrymd.

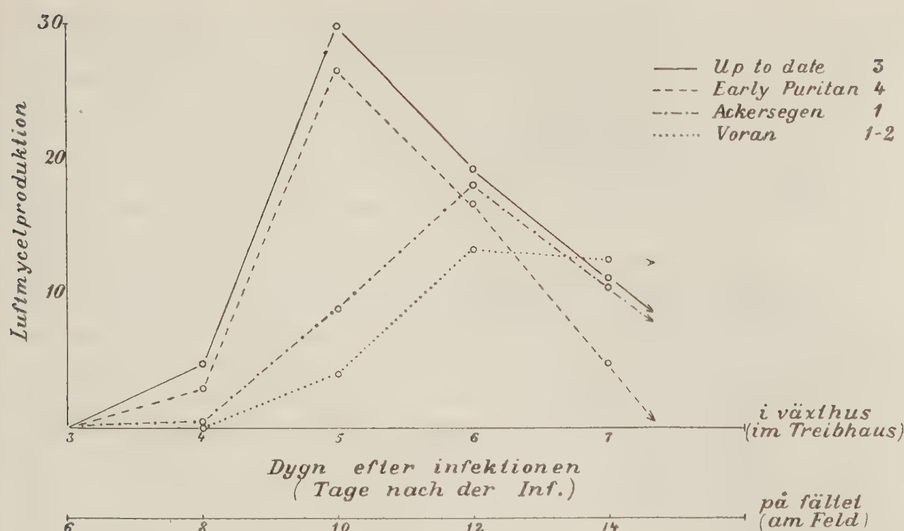


Fig. 1. Ungefärligt förlopp av fruktifikationskurvorna för två mottagliga och två motståndskraftiga sorter. Siffrorna intill sortnamnen ange uppskattningar av fältresistensen.

[Verlauf der Fruktifikationskurven bei zwei anfälligen und zwei widerstandsfähigen Sorten. Die Ziffern neben den Sortennamen bezeichnen die Feldresistenz].

Vilka slutsatser av värde vid resistensbedömningar kunna vi draga ur siffrorna i tabell 1 c?

Plantor som vid »fruktifikationstidens» slut (i detta försök fjärde dagen efter infektionen) uppvisa relativt väl utvecklat luftmycel kunna utan vidare betecknas som mycket mottagliga. Det övriga materialet bedöms åter efter 24 timmar, och plantor, som fortfarande endast ha tillåtit relativt svag mycelproduktion, kunna med ganska stor säkerhet graderas som de mest motståndskraftiga ur den prövade populationen. Om plantornas tillstånd tillåter en fortsatt granskning av luftmycelproduktionen — så är ej alltid fallet — kan kurvornas förlopp på ovan beskrivet sätt ytterligare klargöra bilden.

Metodikens värde ökas, om infektionen ej åstadkommes slumpmässigt genom besprutning av plantorna med en gles zoosporsuspension. Genom att placera en droppe av en tät suspension på två eller tre ställen på varje blad erhålles en jämnare angreppsbild och en bättre uppskattning av plantornas resistens.

Ett enligt denna metodik utfört försök med 37 sorter av olika resistens gav följande resultat: 1) Efter jämn infektion börjar fruktifikationen nästan alltid senare på blad av motståndskraftiga sorter än på flertalet mot-

tagliga. 2) Utföres andra observationen av luftmycelet vid lämplig tidpunkt (då parasitens fruktifikation på samtliga mottagliga sorter redan har börjat, men de angripna bladen ännu äro turgescenta) kan resistensgraden uppskattas mycket noggrant; ju svagare luftmycelproduktion, desto högre resistens. 3) På knölplantor, vilka under goda ljusförhållanden odlas i växthus, kan detta samband mellan luftmycelproduktion och resistens observeras under 2—3 dygn efter fruktifikationstidens (se kap. I) avslutning.

Av senare utförda försök framgick, att det ovan beskrivna tillvägagångssättet ej urskillningslöst kan användas under alla försöksförhållanden. I ett försök, där potatisplantorna odlades under otillräcklig tillgång på ljus och fruktifikationstiden på grund härav var endast knappt tre dygn, granskades luftmycelproduktionen första gången tredje dygnet efter infektionen, andra gången 24 timmar senare. I första fallet erhölls en mycket god överensstämmelse med resp. sorters förut kända resistensgrad. Vid den senare tidpunkten däremot visade flera av de mest motståndskraftiga sorterna i materialet lika välutvecklat luftmycel som några av de mera mottagliga. Därav framgår, att intervallen mellan tidpunkten för observationen är en faktor som måste anpassas efter fruktifikationstidens längd (jfr. fig. 1). Under försöksförhållanden som avsevärt minska plantornas resistens och därmed fruktifikationstiden, är 24-timmars intervallen för lång. Även de mest motståndskraftiga plantorna uppnå under denna tid topparna för mycelproduktionen och denna är som tidigare anmärkts hos en del mycket motståndskraftiga sorter lika hög som hos mottagliga. Under sådana extrema förhållanden måste antingen tidsintervallen mellan observationerna avsevärt förkortas, eller den första granskningen av luftmycelet eventuellt kompletteras med observationer av annat slag (se försök 2).

Försök 2. *Jämförande bedömning av resistensen med ledning av nekrosernas diameter och färg samt myceltillväxtens hastighet i bladvävnaden.*

I sina undersökningar angående *Phytophthora*-resistensen (jfr. Müller and Behr, 1949) har K. O. Müller bl. a. diskuterat sammanhanget mellan nekrotisering och resistens. I det han sammanfattar resultaten av ett flertal undersökningar (bl. a. Meyer 1940, Behr 1949, Müller und Börger 1941) konstaterar Müller ett strängt samband mellan resistensgraden och nekrotiseringshastigheten. Även mycelets tillväxthastighet antas dock spela en roll i sammanhanget, varför resistensgraden kommer att bestämmas av förhållandet mellan nekrotiseringshastighet och mycelets tillväxthastighet.

Müllers teoretiska undersökningar har synbarligen i huvudsak utförts på potatis k n ö l a r. Av andra iakttagelser tycks dock framgå, att resonemanget skulle ha sin giltighet även för blastens del. Mycelets tillväxthastighet i bladvävnaden konstaterades således vara större hos mottagliga sorter än hos motståndskraftiga (Vowinckel 1926) och även bladnekroserna skulle kunna tillåta slutsatser beträffande resistensgraden (Grechushnikov 1939).

Försök 2 baserades således på följande hypotes: Sorter, karakteriserade av stor motståndskraft mot potatisbladmöglet, uppvisa under sjukdomsförloppet de största och mörkaste nekrosfläckarna samt den lägsta myceltillväxthastigheten.

Materialet bestod av 22 i växthus uppdragna sticklingsplantor, som vid infektionstillfället hade utvecklat mellan 15 och 18 blad.

Infektionen utfördes med en tät svärmsporsuspension, som dels droppades på bladens undersida med pipett, dels sprutades på plantorna som vid försök 1. Vid bedömningen togs först och främst hänsyn till de oftast starkare utvecklade infektionsställena, som hade åstadkommits med pipett. Nekrosernas diameter varierade tredje dagen efter infektionen mellan 0,5 och 15 mm.

I tabell 2 anges följande observationer (samtliga gjorda tredje dagen efter infektionen) respektive därur uträknade resistensvärden.

Kolumn 1 a: Nekrosfläckarnas diameter i mm. Endast värdena från de mittersta bladen av varje planta, vilka som regel uppvisade större nekroser än bladen i toppen, äro medtagna.

Kolumn 1 b: Motsvarande medelvärden för varje sort.

Kolumn 1 c: Med utgångspunkt från hypotesen, att en stark nekrosbildning är kännetecken för hög motståndskraft, klassificerades siffrorna ur kolum 1 b på följande sätt:

Medelvärde av nekrosernas diam. i mm. (Kolumn 1 b)	Resistens (Kolumn 1 c)
(0,0— 1,0)	(0)
> 1,0— 3,5	4
> 3,5— 7,0	3
> 7,0—10,5	2
> 10,5—14,0	1

Som tidigare betyder även i detta fall resistensgrad 0 att plantan är immun, 4 att plantan är mycket mottaglig. Mycket små nekroser, d. v. s. sådana med upp till 1 mm diam., ha betraktats som uttryck för immunitet, då det visat sig att *Phytophthora*-mycelet vid infektion av immuna *S. demissum*-plantor oftast hämmas eller dör på så tidigt stadium, att större nekroser ej kunna uppstå.

Kolumn 2. Nekrosernas färg bedömdes på samtliga blad av varje planta enligt följande skala:

Starkt mörkbrun	0,5
mörkbrun	1,0
brun	1,5
ljus	2,0

Som tidigare antogs även här, att mörkare färg skulle vara uttryck för större motståndskraft eller reaktionsförmåga hos den angripna plantan. I tabellen angives summan av genomsnittssiffrorna för de båda plantorna av samma sort.

Kolumn 3. Här anges en uppskattning (ej mätning) av myceltillväxten i bladvävnaden. I den 5-gradiga skalan betyder 0 mycket svag, 4 optimal tillväxt. Resultaten anges som medelvärden för två plantor av varje sort.

Kolumn 4. Sortens resistens enligt praktiska erfarenheter (i huvudsak efter LINDFORS 1940).

Tabell 2. *Resistensbedömning på grundval av nekrosernas diameter (1 c), nekrosernas färg (2), myceltillväxtens hastighet (3), och praktiska erfarenheter (4).*

[Beurteilung der Resistenz auf Grund (1 c) des Diameters der Nekrosen, (2) ihrer Farbe, (3) der Ausbreitung des Myzels im Blattgewebe und (4) von Erfahrungen der Praxis].

Kolumn	1 a		1 b	1 c	2	3	4
Sort (Sorte)	Genomsnittsvärde av nekrosernas diam. i mm (Der durchschmittliche Diam. der Nekrosen in Mm.)			Resistensbedömning på grundval av... (Gradering 0—4) (Beurteilung auf grund von...) (Gradierung 0—4)			
	Planta 1 Pflanze 1	Planta 2 Pflanze 2	Medelvärde (Mittelwert)	Nekros-diam. (Diam. der Nekrosen)	Nekros. färg (Farbe der Nekrosen)	Mycel-tillväxt (Myzelzuwachs)	Praktik (Praxis)
Sol. demissum	1,0	1,0	1,00	(0)	3,00	0,50	0
Ackersegen	15,0	11,5	13,25	1	2,50	1,00	1
Alpha	11,0	15,0	13,00	1	1,50	1,00	1
Voran	12,5	5,0	8,75	2	1,75	1,25	1—2
Magn. Bonum	6,0	5,5	5,75	3	3,75	2,50	2—3
Wekaragis	3,5	5,0	4,25	3	3,00	2,25	2—3
Majestic	6,0	5,0	5,50	3	3,00	2,00	2—3
Bintje	6,5	4,0	5,25	3	3,00	2,50	3
Irish Cobbler	1,5	4,0	2,75	4	3,75	1,75	4
Early Rose	3,0	5,0	4,00	3	3,25	2,50	4
Early Puritan	4,5	0,5	2,50	4	3,70	2,50	4

Resultat: a. *Solanum demissum.*

Det framgår av tab. och är för övrigt självklart att sjukdomssymptomen måste bedömas annorlunda hos immuna plantor av typen *S. demissum* än hos de mera eller mindre mottagliga *S. tuberosum*-sorterna. Nekrosernas diameter (kolumn 1 b) var hos de immuna plantorna mycket liten. Detta beror ej på någon underlägsenhet i fråga om nekrotiseringsmekanismens effektivitet, utan på mycelets svaga tillväxt i blad av immuna plantor. Nekrosen kan ej nå utöver den av mycelet genomvuxna delen av bladet.

Således gäller vid urval av plantor ur *S. demissum*-korsningar följande: ju tidigare eller ju starkare myceltillväxten i bladen hämmas, desto mindre bli nekroserna. Mycket små nekroser äro därför ett tecken för hög resistens under förutsättningen att mycelets tillväxt verkligen har stoppats.

Bedömas nekrosernas färg (kolumn 2) hos *S. demissum*-plantorna på samma sätt som hos *S. tuberosum* erhålles resistenssiffra 3, alltså samma siffra som karakteriserar t. ex. den mottagliga sorten Majestic. Detta visar att *S. demissum* i avseende på nekrosernas färg förhåller sig annorlunda än *S. tuberosum*-sorterna. Nekrosernas ljusa färg hos plantor av typen *demissum* får ej uppfattas som tecken på svag resistens.

b. *Solanum-tuberosum.*

En jämförelse mellan värdena i kolumnerna 1 c och 4 ger vid handen, att överensstämmelsen mellan sortbedömningen med ledning av nekrosfläckarnas diameter och bedömningen på grundval av praktiska erfarenheter är mycket god. Även om den vid detta försök funna mycket starka korrelationen mellan siffrorna i dessa båda kolumner nog åtminstone delvis måste tillskrivas särskilda omständigheter, framstår det klart, att bedömningen av resistensen med ledning av nekrosfläckarnas diameter kan ha ett visst värde. En metod grundad på mätning av nekrosernas diameter skulle kunna förväntas bli ett gott hjälpmedel vid fastställande av sorternas resistens mot bladmöglet. Visserligen är det på grund av nekrosfläckarnas oregelbundenhet i både färg och form ofta svårt att bestämma deras diameter noggrant, men sortskillnaderna äro i vissa stadier av sjukdomen så stora att även en ungefärlig uppskattning torde vara tillräcklig.

Metodiken torde endast vara tillämplig under prövningsförhållanden och med plantmaterial som tillåter god myceltillväxt i bladvävnaden. (Under vissa utvecklingsstadier äro även *tuberosum*-plantor så motståndskraftiga, att nekrosernas storlek utgör ett dåligt mått på nekrotiseringshastigheten). Vid bedömning av materialet enligt de i försök 1 c refererade riktlinjerna torde nekrosernas storlek i en del tvivelaktiga fall kunna avgöra graderingen.

Ovanstående kan synas tala emot vissa resultat av försök 1 (b). Där kunde nämligen ingen korrelation mellan sorternas resistens och nekrosernas diameter konstateras. Det finns emellertid en väsentlig skillnad mellan de båda försöken 1 och 2. I första fallet granskades materialet så snart de första nekroserna hade blivit synliga, d. v. s. efter inkubationstidens slut. Nekroserna voro då ej lika mörka som i senare stadier av sjukdomen och deras diameter mycket liten. I försök 2 utfördes bedömningen i ett senare sjukdomsstadium (vid fruktifikationstidens slut), och nekroserna voro både mörkare och betydligt större än i försök 1. Eftersom nekrotiseringen måste anses vara en indirekt följd av mycelets tillväxt i bladvävnaden k a n my-

celtillväxten ibland vara den faktor som bestämmer nekrosfläckarnas utformning. Så är ju, som vi tidigare ha konstaterat, fallet hos immuna *S. demissum*-plantor. Mycelets tillväxthastighet är som vi i det följande skola se ofta större hos mottagliga *tuberosum*-sorter än hos mera motståndskraftiga. Detta kan möjligen förklara, varför en del mycket mottagliga sorter i de allra första stadierna av sjukdomen visade större nekroser än vissa motståndskraftiga. Senare finnes som regel svampmycelet även i bladvävnaderna långt utanför nekrosfläckarna, varför nekrotiseringen då bestämmes av andra faktorer.

Ser vi på kolumn 2, i vilken bedömningen har skett med hänsyn till nekrosfläckarnas färg, kunna vi även här konstatera vissa karakteristiska drag. De tre mera motståndskraftiga sorterna Ackersegen, Alpha och Voran ha fått relativt låga värden, vilka antyda, att nekrosfläckarna hos dessa oftast voro mörkare än hos de andra sorterna. Värdena för de mera mottagliga sorterna visa inga säkra skillnader inbördes, men ligga samtliga högre än hos motståndskraftiga. Iakttagelsen, att motståndskraftiga sorter oftast reagera med mörkare nekroser än mottagliga kan vara till viss hjälp både i praktiska och i mera teoretiska sammanhang.[1] Att bedöma resistensen enbart med ledning av nekrosfläckarnas färg torde knappast på allvar komma i fråga.

En jämförelse av kolumnerna 3 och 4 visar, att de fyra mest resistenta sorterna ha erhållit de lägsta siffrorna vid bedömning (uppskattning) av mycelets tillväxthastighet i bladvävnaden. Detta resultat samt de tidigare diskuterade kurvorna i fig. 1 (sid. 17) bestyrker slutsatserna i den undersökning som av VOWINCKEL (1926) företogs med ett större material. Skillnaderna mellan de som mera mottagliga kända sorterna äro dock till synes ganska osäkra. Magnum Bonum har t. ex. fått samma gradering som Early Puritan, trots påtagliga resistensskillnader. Metoden att gradera plantornas motståndskraft enbart efter mycelets tillväxthastighet torde vara klart underlägsen de tidigare refererade metoderna.

Av försök 2 framgår sammanfattningsvis, att följande relationer mellan resistensgrad och sjukdomssymptomen äro rådande.

Nekrosernas diameter är — såvida ej myceltillväxten utgör en begränsande faktor — störst hos motståndskraftiga sorter. Nekrosernas färg förefaller vid granskningen oftast vara mörkare hos mera motståndskraftiga *tuberosum*-sorter än hos mottagliga. Mycelets tillväxt försiggår långsammare hos motståndskraftiga sorter än hos mottagliga.

Det torde vara enklast och mest tillförlitligt att överföra dessa iakttagelser till en under alla försöksförhållanden giltig formel, vilken med någon

[1] Senare gjorda observationer på ett större plantmaterial ha i stort sett givit samma resultat; en del undantag från regeln ha dock konstaterats.

träning skulle kunna användas både vid prövning av mottagligt och av motståndskraftigt (*demissum*-typ) plantmaterial.

Ju mera kvoten $\frac{n}{m}$ (avståndet från infektionsstället till den nekrotiserade bladytans yttergräns = n, avståndet från infektionsstället till den av mycelet synligt genomvuxna bladytans yttre gräns = m) närmar sig 1, desto högre är plantans motståndskraft. Siffran 1 innebär, att den nekrotiserade bladytan har samma omfattning som den av mycelet genomvuxna. I praktiken är det lätt att bedöma, om mycelets vidare tillväxt hos plantor med kvoten 1 har stoppats, eller om nekrosernas storlek i fortsättningen ytterligare ökas.

Av plantor, hos vilka ingen fortsatt myceltillväxt resp. ökning av nekrosernas storlek kan konstateras, äro de mest motståndskraftiga (egentligen immuna), vilka uppvisa de minsta nekroserna, d. v. s. de, hos vilka myceltillväxten tidigast ha stoppats. Försök ha visat, att mycelets tillväxt hos vissa immuna plantor hämmas på så tidigt stadium, att inga eller endast ett fåtal med blotta ögat synliga nekroser kunna uppstå. Sådana plantor måste betecknas som de mest motståndskraftiga och de torde vad beträffar *Phytophthora*-immunitet vara de mest värdefulla för det fortsatta förädlingsarbetet.

Vid bedömning av mer eller mindre mottagligt material (*tuberosum*-korsningar) torde denna metodik vara underlägsen den som tidigare (försök 1 c) har beskrivits. Att den emellertid under vissa förhållanden, exempelvis vid suboptimal luftfuktighet, kan vara av värde, visar bl. a. ett infektionsförsök med 120 i växthus uppdragna potatisplantor av 38 olika sorter. Uppskattningen av resistenskvoten $\frac{n}{m}$ underlättades väsentligt av att svampen på alla mottagliga plantorna hade börjat fruktifikationen. Resultatet visade, att kvoten utgör ett praktiskt användbart mått på sortresistensen. Kvotmedelvärdena för de fyra resistensgrupperna voro 0,37, 0,57, 0,64 och 0,87; variationen inom den mest resistenta och den mest mottagliga gruppen (medelvärden 0,87 och 0,37) var relativt obetydlig. Immuna plantor hade kvoten 1, vilket som nämnts antyder, att den nekrotiserade bladytan hade samma omfattning som den av svampen (synligt) genomvuxna delen av bladet (jfr MÜLLER och BEHR 1949).

III. Tillämpning av den utarbetade metodiken.

Försök 3. *Jämförelse mellan potatisfröplantor härstammande från sorter av olika resistens.*

Metoden att bestämma resistensgraden hos mottagligt växtmaterial med ledning av lufmycelproduktionen tillämpades bl. a. på ett antal fröplantor av *tuberosum*-sorter av olika mottaglighetsgrad. Även om faderplantornas

beskaffenhet är en okänd faktor i sammanhanget, bör man kunna vänta en viss överensstämmelse mellan resp. fröplantors och moderplantors resistensgrad.

Från 8 potatissorter, vars namn finnas i tabell 3, samlades några efter fri avblomning uppkomna frukter. Fröna såddes i fröfat och tre eller fyra plantor av varje sort planterades i små krukor. Vid tidpunkten för infektionen hade på varje planta mellan 5 och 8 småblad utvecklats. En svärmsporsuspension framställdes och pipetterades i form av små droppar på undersidan av bladspetsarna. Efter genomförd infektion placerades plantorna i fuktiga kammare i växthus.

Efter 2 dygn påbörjades granskningen varvid glashuvarna (de fuktiga kamrarna) dagligen togos bort för en tid av 6 timmar. Luftmycel började bli synligt fjärde dagen efter infektionen och bedömdes på fyra blad på varje planta. Graderingen företogs som vid försök 1 c med siffror från 0 till 4. De sålunda för en planta erhållna siffrorna adderades och summorna finnas införda i tabell 3.

Resultaten från bedömningen av luftmycelproduktionen omsattes till resistensvärden enligt följande schema:

Resistens (Resistenz)	Värde för luftmycelproduktionen. Summa av 4 blad (Werte der Luftmyzelprod. Summe von 4 Blättern)
1. Mycket motståndskraftig .... (Sehr widerstandsfähig)	0—3
2. Ganska motståndskraftig .... (Ziemlich widerstandsfähig)	3—6
3. Ganska mottaglig .... (Ziemlich anfällig)	6—9
4. Mycket mottaglig .... (Sehr anfällig)	9—12

Tabell 3. *Jämförelse mellan fröplantornas och modersortens resistens.*

[Vergleich zwischen der Resistenz von Sämling und Muttersorte].

Modersort (Muttersorte)	Planta nr (Pflanze) Nr.	Resistens enligt bedömning den ... (Resistenz, beurteilt am ...) 24/11 (A)	25/11 (B)	Modersortens resistens (Resistenz der Mutters.) (C)
Mandel	1	3	2	3—4
	2	3	3	
	3	4	2	
Leksands vit	1	3	4	3 - 4
	2	2	3	
	3	3	3	
	4	2	3	
Rosafolia	1	1	1	3
	2	2	2	
	3	1	1	
Majestic	1	1	3	2—3
	2	1	1	
	3	1	1	
President	1	1	1	1—2
	2	1	1	
	3	2	2	
Voran	1	1	1	1—2
	2	1	1	
	3	1	1	
Hindenburg	1	1	2	1
	2	2	2	
	3	1	3	
Alpha	1	1	1	1
	2	1	1	
	3	1	1	

En jämförelse av kol. A och B med kol. C ger vid handen, att den använda metodiken i stort sett har givit väntade resultat. Överensstämmelsen mellan resp. modersort och fröplantor är oftast tydlig nog, även om fadersplantornas sannolikt mycket varierande kvalitet i resistensavseende samt den naturliga variationen synbarligen har gjort sig gällande i materialet och orsakat sådana undantag som exempelvis beträffande sorten Hindenburg.

Försök 4 och 5. *Exemplifiering av prövningsmetodiken för mottagligt och för »resistent» korsningsmaterial.*

I samarbete med doc. Tedin vid Sveriges Utsädesförening, började våren 1949 prövning av *Phytophthora*-resistensen hos ett flertal nya korsningar, bland vilka man kunde förvänta såväl mottagliga som motståndskraftiga typer. Eftersom avsikten var, att en del av plantmaterialet skulle kunna odlas vidare och dessutom den i försök 1 c utarbetade metodikens säkerhet helst skulle ökas, infördes vid dessa prövningar efter flera orienterande försök några modifieringar av infektionsmetodiken.

Försök 4. *Testning av S. tuberosum-korsningar.*

De i blomkrukor befintliga fröplantorna infekterades på en gång, när samtliga hade utvecklat mellan 6 och 9 blad. På undersidan av vart och ett av tre välutvecklade blad, något så när på samma avstånd från plantornas topp, pipetterades försiktigt tre droppar av en omedelbart innan framställd tät svärmsporsuspension. Därigenom eliminerades risken för att infektionen ej skulle slå an, och det uppnåddes stor jämnhet i angreppsbilden. De mest resistenta plantorna kunde utväljas och efter avklippning av infekterade bladdelar eller blad odlas vidare. Stjälkangrepp, vilka ej kunna undvikas vid fördelning av smittoämnet med spruta förekommo knappast.

Skillnaderna i mycelproduktionen mellan ett fyrtiotal fröplantor av Svalöv-korsningen Ostbote×Sandnudel visade sig vara avsevärda. På fig. 2 återfinns tre infekterade (för fotografering avklippta) blad av den mest motståndskraftiga plantan (ovan) samt tre blad tagna från en av de mera mottagliga plantorna. Bilden visar bladens utseende femte dagen efter infektionen. Luftmycelproduktionen hade för den mottagliga plantans del börjat redan tredje dagen, medan den motståndskraftiga endast visade spår av luftmycel fjärde och femte dagen efter infektionens genomförande.

Tillvägagångssättet med sådd, inkrukning, infektering och bedömning av varje fröplanta kan synas ganska arbetskrävande så snart vi ha att göra med ett större plantmaterial. Det finns emellertid några genvägar, som eventuellt kunna tillgripas i arbetsbesparande syfte. Man kan ju utföra resistensbedömningen antingen medan plantorna finnas kvar i fröfat eller bänk, eller sedan de utplanterats på friland. Åtminstone det arbetsmomentet, som utgöres av plantornas krukning kunde således inbesparas. Detta kräver utom en viss »enhet i tid och rum» mellan de med kultivering och prövning sysselsatta personerna, att prövningen antingen utföres på avskurna blad (se kap. IV), tagna från de på fältet eller i bänk växande fröplantorna, eller att drivbänken genom några enkla anordningar temporärt förvandlas till fuktig kammare. Några blad på varje planta kunna sedan på översidan infekteras med en lämplig zoosporsuspension. Efter

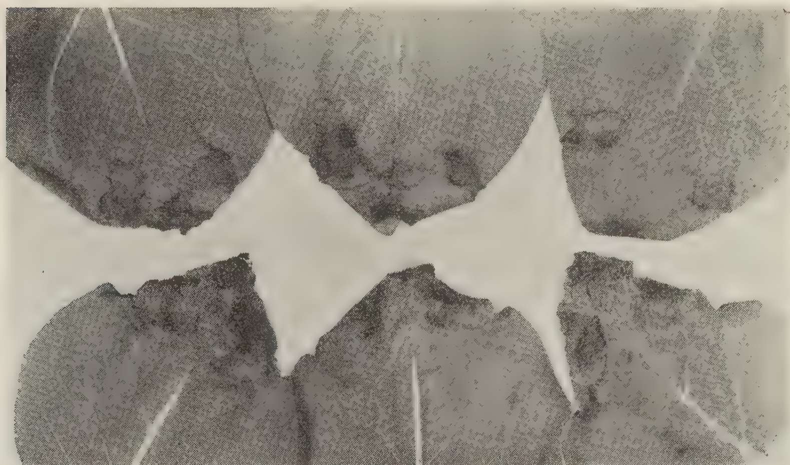


Fig. 2. Fruktifikationen på blad av en motståndskraftig (ovan) och av en mera mottaglig planta ur Svalövkorsningen Ostbote×Sandnudel femte dagen efter infektionen.

[Die Fruktifikation auf Blättern einer widerstandsfähigen (oben) und einer mehr anfälligen Pflanze aus der Svalöv-Kreuzung Ostbote × Sandnudel am fünften Tage nach der Infektion].

fruktifikationstidens slut kunna bänkfönstren tagas bort, varpå de infekterade bladen från varje planta klippas av och sjukdomssymptomens styrka (luftmycel, nekrotisering och myceltillväxt i bladvävnaden) noggrant kunna granskas.

Försök 5. *Testning av S. demissum-korsningar.*

Infektion med efterföljande »urval» av överlevande plantor kan genomföras, medan plantorna finnas kvar i fröfat, i prickningslåda eller i bänk. Den enda svårigheten måste i sådana fall tillskrivas existensen av olika fysiologiska raser av parasiten. Så länge förekomsten av dylika ej är påvisad i Sverige, kunna vi ej göra annat än att antingen nöja oss med att endast utreda plantornas resistens mot någon representant för den i Sverige vanliga fysiologiska rasen, som ej kan angripa *S. demissum*, eller att infektera förmodat »resistenta» korsningar med en blandad sporsuspension, härstammande från ett flertal skilda isoleringar. Upprepade infektionsförsök med »rena» sporsuspensioner från svampkulturer av för varje gång olika härkomst äro likaledes tänkbara; det finns ju en — om än mycket liten — chans att därigenom upptäcka »nya» fysiologiska raser av parasiten, och dessutom undanröjes på detta sätt alla farhågor för en delvis lokal immunisering av bladen genom samtidig ympning med svärmsporer från olika stammar. En sådan immunisering eller åtminstone hämning av mycelet har



Fig. 3. Fröplantor med *S. demissum* i föräldraraden sex dagar efter infektionen. (Foto Lihnell.)

[Sämlinge mit *S. demissum* in der Vorfahrenreihe sechs Tage nach der Infektion].

av Müller und Börger (1941) i mera teoretiskt sammanhang åstadkommits genom samtidig eller successiv ympning av potatisknölar med parabiontiska och eusymbiontiska raser av *Phytophthora infestans*. (Som »parabiontiska» betecknas sådana raser, som hastigt döda de angripna växtcellerna; raser, vilka kunna invadera vävnaderna utan att denna hastiga reaktion inträffar, karakteriseras som »eusymbiontiska» (Müller and Behr, 1949, Gäumann 1946). Hur potatisblasten förhåller sig i detta avseende är ej undersökt, men någon uppmärksamhet kan, särskilt när infektionen utföres med pipett, anses vara befogad.

Prövningen av *Solanum demissum*-korsningsmaterial illustreras av figur 3. Av 32 i låda planterade fröplantor överlevde 7 den första infektionen utförd med svärmsporer från e n v i s s *Phytophthora*-isolering. Bilden ger en provkarta på olika plantors reaktion. Medan en del sjätte dagen efter infektionen hade helt vissnat, syntes på andra endast nekrosfläckar av mycket varierande storlek. I fortsättningen ökade dock fläckarnas storlek hos en del av materialet, så att slutligen endast 7 plantor utan större skador funnos kvar. Efter ytterligare en infektion vid senare tidpunkt utvaldes 4 plantor såsom de mest motståndskraftiga.

IV. Iakttagelser vid infektion av avskurna blad.

Som supplement till de nyss beskrivna försöken ha också några orienterande försök med infektion av avskurna blad utförts.

Detta tillvägagångssätt har tidigare beskrivits i flera arbeten (jfr Müller, Vowinckel) varför vi här kunna begränsa oss till att illustrera användningen av den i försök 1 och 2 utarbetade metodiken med ett enkelt exempel och att nämna några av för- och nackdelarna vid en sådan prövning.

Försök 6. Från plantor av 10 vanliga potatissorter och från en *Solanum-demissum*-planta, samtliga uppdragna i växthus från grönsticklingar, togos några blad, vilka sedan lades i petriskålar med fuktigt filtrerpapper i botten och infekterades med några droppar av en på vanligt sätt framställd zoosporsuspension. Petriskålarna förvarades därefter vid rumstemperatur i tre dygn, varefter bedömningen utfördes på grundval av de i försök 1 c och 2 (kolumn 3) erhållna resultaten. Motståndskraftiga och mottagliga skildes på följande sätt:

Blad, på vilka svampen ej hade hunnit utbilda luftmycel, klassificerades som motståndskraftiga, för så vitt mycelets tillväxthastighet i bladvävnaden ej hade varit särskilt stort. Den enligt dessa riktlinjer företagna indelningen stämde för 9 *Solanum tuberosum*-sorter och för *S. demissum* ganska väl överens med den erfarenhetsmässigt kända karakteristiken av sorten i fråga. Däremot kommo bladen av en sort (Wekaragis) att räknas till den motståndskraftiga gruppen, vilket knappast kan vara riktigt.

Med hänsyn även till andra tidigare omtalade undersökningar kan en bedömning av bladresistensen på ovan beskrivet sätt anses vara användbar vid det första urvalet av plantor ur ett större korsningsmaterial. En förutsättning är dock, att inkubationstiden för plantorna i fråga ej är så lång att bladen hinna förlora sin turgescens och börja vissna, vilket ofta sker efter fem eller sex dagar.

Metodikens värde kan säkerligen ökas något genom enkla modifieringar bl. a. med hänsyn till temperaturförhållandena, men den torde dock ej nå upp till den säkerhet, som erhålles vid prövning av levande plantor enligt det tidigare beskrivna tillvägagångssättet. Vissa skillnader i sjukdomsbild resp. »resistensgrad» ha härstädes resp. i utlandet konstaterats mellan infekterade avskurna blad och normalt växande plantor. Primärnekroserna voro i orienterande försök något mindre på avskurna blad, infekterade i laboratoriet, än på i växthus infekterade plantor. Nekrotiseringen av bladvävnaden var i fortsättningen ganska obetydlig på avklippta blad, medan mycelets tillväxthastighet och luftmycelproduktionen på sådana var avsevärt mycket högre. Delvis kunna dessa skillnader mellan avskurna blad och hela plantor nog förklaras med, att temperatur- och fuktighetsförhållandena i laboratoriet och i växthuset voro ganska olika. Nekrotise-

ringen av de infekterade avskurna bladen var dock som nämnts obetydlig, vilket sannolikt är en följd av att avskurna blad efter någon tid icke längre äro fullt vitala och därmed icke lika reaktionsbenägna som friska. Tillskriver man nekrotiseringen en viss roll i resistensmekanismen, så måste därför avskurna blad bli mera mottagliga än normalt växande plantor. Ändock har det visat sig möjligt att någorlunda uppskatta sorternas relativa resistens med ledning av symptomen på avskurna blad. Bladen började dock i mina försök oftast vissna efter så kort tid, att en noggrann fortsatt observation av luftmycelet (som i försök 1 c) var omöjlig att genomföra. Däremot kan denna metodik, under noggrant kontrollerade fuktighets- och temperaturförhållanden tänkas medge en viss jämförelse mellan resultat från prövningar utförda vid olika tidpunkter.

V. Nedsmittning av bestånd på fältet.

Artificiell nedsmittning av potatisplantor växande under naturliga förhållanden är ett hjälpmedel som kan förkorta den slutgiltiga bedömningen av en ny sorts resistensvärde avsevärt, eftersom man då blir relativt oberoende av ett eventuellt uteblivande av spontana bladmögelangrepp under året.

Inledningsvis skall givas en kort sammanställning av några utländska och egna iakttagelser, vilka äro av värde i detta sammanhang.

1) Zoosporsuspensionen: Är den areal, som skall nedsmittas, ej av särskilt stor omfattning kunna tillräckliga mängder infektionsmaterial enklast erhållas genom odling av svampen på dess naturliga substrat, nämligen potatisknölar och blad. Behövas däremot större mängder sporsuspension torde andra substrat vara bättre lämpade. Efter Snieszko e. a. (1947) har bland annat ett substrat sammanställts bestående av en blandning av bönor och vetekorn med eller utan tillsats av små krukskärvor. De sistnämnda kunna i någon mån ersätta de av nämnda författare rekommenderade jordnötsskalen, vilka äro av värde för substratets genomluftning men svåra att uppbringa här i landet. Blandningen tillåter mycket god myceltillväxt och sporangieproduktion. Andra substrat ha likaledes prövats men visat sig underlägsna nämnda kombination.

2) Plantornas ålder: Det torde under normala klimatiska förhållanden vara svårt att nedsmitta ett plantbestånd på fältet förrän plantorna har nått ett visst utvecklingsstadium. Plantornas mottaglighet ökas med deras ålder (se vidare Müller 1931, s. 500) och praktikens erfarenheter visa, att starkare angrepp normalt icke kan väntas före potatisens blomning.

3) Infektionstiden (jfr kap I): Svärmsporerna behöva för att kunna gro och invadera bladvävnaden små mängder vatten. Groddslangarna tränga förvånansvärt hastigt in i bladet och följaktligen är det relativt lätt att upprätthålla den behövliga höga luftfuktigheten under erforderlig tid. En eller två timmar förefaller inom mycket vida temperaturgränser vara nog för att tillåta groning av flertalet svärmsporer (VOWINCKEL 1926).

Försök 7. Svårigheten att artificiellt nedsmitta potatisplantor, som ännu ej kommit in i mera mottagligt utvecklingsstadium, belyses bl. a. av ett försök att framkalla en allmän spridning av bladmöglet i parceller av Up-to-date-potatis genom bevattning samt besprutning av plantorna med en svärmsporsuspension. En första infektion, utförd just när flertalet plantor börjat blomma, misslyckades helt. En andra infektion utfördes på samma sätt ca 14 dagar senare (i början av augusti), då dels plantorna voro äldre, dels deras motståndskraft nedsatts genom rådande fuktig väderlek. Plantorna angrepos allmänt av bladmögel, men en samtidigt insättande spontan bladmögelepifyti hindrade säkra iakttagelser om effektiviteten av de vidtagna infektionsåtgärderna.

Försök 8. Styrkan av potatisbladmöglets härjningar under eftersommaren är delvis beroende på i vilken omfattning svampen tidigare under sommaren hunnit sprida sig i potatisbeståndet från de ursprungliga angreppspunkterna (som normalt torde utgöras av basala stjälkangrepp på plantor uppvuxna ur brunrötesmittade knölar).

Om man på ett eller annat sätt kunde åstadkomma och säkra en sådan »primär» spridning skulle det vara relativt lätt att efter behag åstadkomma starka bladmögelangrepp inom försöksparcellerna. Även under extremt torra eftersomrar skulle i så fall någon bevattning av fältet med vanliga vattenspridare vara tillräcklig för att utlösa ett mera allmänt angrepp inom det bevattnade fältet.

Denna primära spridning av infektionskällan torde kunna åstadkommas på olika sätt. En av möjligheterna har prövats på potatisplantor av sorten President, växande på ett försöksfält vid växtskyddsanstalten. Några av plantorna markerades med pinnar och deras blad fuktades genom besprutning med litet vatten. De infekterades sedan med några droppar svärmsporsuspension, varpå vanliga stora papperspåsar sattes över infektionsställena på liknande sätt, som sker vid korsningsarbeten. Samtliga påsar hade inuti fuktats med vanligt vatten; i några hade för att ytterligare höja luftfuktigheten fästs ett eller två blad fuktigt filtrerpapper. Påsarna togos bort efter 1, 2 resp. 3 dygn, varpå plantorna fingo stå orörda.

I samtliga fall lyckades infektionen, i det att plantorna blevo starkt nedsmittade och uppvisade de första nekrosfläckarna efter 6 dagar, luftmycel och sporangier i större mängd efter nio dagar.

Några på detta enkla sätt åstadkomna utgångspunkter för bladmögelsvampen torde vara nog för att, eventuellt efter bevattning av parcellerna, åstadkomma en allmän spridning av infektionsmaterialet, naturligtvis förutsatt att en del av plantmaterialet i parcellerna är mottagligt för sjukdomen. I annat fall kan spridningen säkras genom inplantering av en mottaglig sort bland de mera resistenta plantorna.

VI. Sammanfattning och diskussion.

I inledningen diskuterades två av de vägar, som var för sig kunna leda till framskapandet av *Phytophthora*-motståndskraftigt odlingsmaterial. Å ena sidan kan målet uppnås genom inkorsning av resistensgener från t. ex. *Solanum demissum,* å andra sidan kunna vissa resultat även erhållas genom korsningar inom *S. tuberosum.*

I föreliggande undersökning, som gäller möjligheten av ett urval av resistenta plantor genom biologisk prövning, har hänsyn tagits till båda målsättningarna.

Metodiken i samband med prövningen av korsningsmaterial, som kan väntas ge upphov till en del immuna plantor, diskuteras och i samband därmed betydelsen av rasbildningen inom *Phytophthora infestans.* Tillvägagångssättet vid den biologiska prövningen — huvudsakligen bestående i ett urval av de plantor som överleva en artificiell nedsmittning — illustreras i försök 5.

Metodiken vid urval av de mest motståndskraftiga plantorna ur *S. tuberosum*-korsningar kräver däremot en noggrann observation av de nedsmittade plantorna och värdet av ett flertal sjukdomssymptom måste försiktigt avvägas.

I de experimentella undersökningarna har sambandet mellan försöksplantornas resistens och sjukdomsbilden på angripna blad granskats. Härvid erhållna resultat har lagts till grund för en rutinmässigt utförbar metodik, som på ett enkelt sätt tillåter en tillräcklig noggrann gradering av nytt förädlingsmaterial med hänsyn till *Phytophthora*-resistensen.

Resultat:

1) Det konstaterades, att antalet primära infektionspunkter ej utgjorde ett praktiskt användbart mått för plantornas motståndskraft.

2) Nekrosfläckarnas storlek vid inkubationstidens slut tillät ej några säkra slutsatser om sorternas resistens.

3) Nekrosfläckarnas storlek hos olika *S. Tuberosum*-sorter varierade efter fruktifikationstidens slut mellan 1,5 och 15 mm och tillät

en gradering, som visade mycket god överensstämmelse med sorternas kända resistens.

4) Sambandet mellan luftmycelets utveckling och resistensen är tillräckligt starkt för att kunna läggas till grund för en noggrann prövningsmetodik.

5) Mörk färg hos nekroserna är ofta korrelerad med hög resistens.

6) Myceltillväxten i bladvävnaden tycks försiggå långsammast hos de mest motståndskraftiga sorterna.

7) Iakttagelsen att potatissorter, karakteriserade av stor motståndskraft mot *Phytophthora infestans,* som regel uppvisa de största (och mörkaste) nekrosfläckarna, samt relativt långsam myceltillväxt, kan läggas till grund för en metod som tillåter gradering av såväl mottagliga som motståndskraftiga plantors resistens. Ju mera kvoten $\frac{n}{m}$ [n=nekrotiserad bladyta, m=av mycelet (synligt) genomvuxen bladyta] närmar sig siffran 1, desto högre är plantans motståndskraft. Av plantor med kvoten 1, hos vilka ingen fortsatt myceltillväxt kan konstateras, äro de, som uppvisa de minsta nekroserna, mest motståndskraftiga (oftast immuna). Denna metodik torde dock, vad beträffar mottagligt material vara underlägsen resistensbedömningen enligt punkt 10.

8) *Solanum demissum*-plantor reagera beträffande nekrosernas färg på principiellt annat sätt än de mest motståndskraftiga *Solanum tuberosum*-sorterna.

9) Resistensprövningen av nytt förädlingsmaterial bör helst genomföras på fröplantorna, dock kan under bestämda förhållanden även en bedömning av angreppsstyrkan på avskurna blad vara tillräcklig.

10) Den slutligen använda metodiken vid den biologiska prövningen av mottagligt och »resistent» korsningsmaterial illustreras. Följande förfaringssätt anses, vad beträffar mera mottagligt material, vara mest lämpligt. Plantor vilka vid fruktifikationstidens »slut» (här första dagen, vid vilken de flesta samtidigt infekterade plantorna ha påbörjat luftmycelproduktionen) uppvisa ett relativt väl utvecklat luftmycel, betecknas som de mest mottagliga. Plantor, på vilka parasiten denna dag icke (eller endast mycket svagt) har börjat fruktificera, granskas åter efter 1 till 2 dagar. Luftmycelproduktionen är då — förutsatt att prövningen sker på plantor vilka odlats under goda ljusförhållanden i växthus — någorlunda proportionell mot plantans mottaglighet. Under härstädes rådande försöksförhållanden ha de säkraste resultaten erhållits ca 48 timmar efter fruktifikationstidens slut.

Den lämpligaste tidpunkten för andra granskningen av luftmycelet är dock varierande. Vid gradering av plantmaterial, som på grund av låg resistens eller till följd av odlingsförhållandena visar mycket kort frukti-

fikationstid (ca 3 dygn), är även 24-timmars intervallen mellan de båda observationerna ofta för lång, varför andra observationen antingen måste utföras tidigare eller ersättas av andra indikatorer (se punkt 7).

11) I sista avsnittet av föreliggande arbete diskuteras utförandet av en artificiell nedsmittning av potatisbestånd på fältet som hjälpmedel för den fortsatta och slutgiltiga bedömningen av plantmaterialet. Genom att åstadkomma ett antal primära infektionsställen — vilket låter sig göra med mycket enkla medel — torde det vara möjligt att under normala förhållanden framkalla en allmän spridning av bladmöglet inom parcellerna.

Sammanfatta vi några av de i detta meddelande omnämnda iakttagelserna från en mera teoretisk synvinkel, erhålla vi följande bild:

Motståndskraftiga *Solanum tuberosum*-sorter besvara ofta en infektion av *Ph. infestans* med relativt stora (och mörkt färgade) nekroser. Mycelets tillväxthastighet hos sådana sorter är synnerligen låg. Inom en grupp av (något mer eller mindre) mottagliga sorter äro skillnader i detta avseende svåra att påvisa. Luftmycel respektive sporangier bruka komma fram tidigare och i större utsträckning på blad av mottagliga sorter.

Man kan fråga sig, om dessa iakttagelser på något sätt kunna bidraga till lösandet av följande frågeställning: Är bladens växlande mottaglighet för bladmögel hos de vanliga kultursorterna av potatis endast ett uttryck för bladens varierande lämplighet som substrat (om vi därmed mena substratets lämplighet och tillstånd vid infektionens början; jfr ALTEN und ORTH, 1941), eller kunna växtcellernas reaktioner på något sätt modifiera sjukdomsförloppet? Med andra ord: Finns det något kausalt sammanhang mellan nekrotiseringen å ena sidan och parasitens utveckling (mycelets tillväxthastighet, fruktifikationen m. m.) å den andra?

Ovannämnda iakttagelser kunna tydas bäst om vi anta att vissa i samband med nekrotiseringen bildade eller aktiverade substanser (»phytoalexiner» enligt MÜLLER and BEHR, 1949), kunna modifiera utformningen av sjukdomsbilden på blad av mera motståndskraftiga *tuberosum*-sorter. Hos *S. demissum* och hos vissa immuna nya sorter (*demissum*-korsningar och dylika) spelar bladens varierande lämplighet som närsubstrat för svampen knappast någon roll som resistensbestämmande faktor. (Med termen »lämplighet» menas även här endast substratets tillstånd före infektionen.) Många skäl tala emot, att samma faktor ensam skulle kunna vara ansvarig för resistensgraden hos *S. tuberosum*-sorterna.

Intressanta undersökningar av BEHR (1949) över narkosens inverkan på potatisknölarnas resistens mot *Ph. infestans* ha visat, att en minskad reaktionshastighet hos angripna vävnadspartier både hos mottagliga och hos eljest immuna knölar även medför en minskning av resistensen. Samtidigt med en fördröjd nekrotisering av vävnaden konstaterade författaren en

(i jämförelse med de obehandlade kontrollerna) väsentligt ökad luftmycelproduktion på ytorna av narkotiserade mottagliga knölar.

Mekanismen vid en eventuell modifiering av myceltillväxt eller fruktifikation i bladvävnaden genom »phytoalexiner» skall ej i detta sammanhang närmare diskuteras. I alla fall visa iakttagelser, att till synes relativt hastigt uppkommande nekroser även hos sorter som t. ex. Ackersegen eller Jubel ibland verkligen kunna fördröja mycelets vidare framträngande avsevärt. Sporangieproduktionen tycks likaledes — som vi tidigare ha konstaterat — stå i så bestämd relation till bladnekrosernas utformning, att den här framhållna tolkningen av nekrosernas »funktion» och samband med resistensen förefaller mest sannolik.

Eftersom en noggrann behandling av dessa problem måste anses ligga utanför ramen för detta meddelande skola vi avslutningsvis hänvisa dels till ett följande meddelande, dels till några arbeten av MÜLLER and BEHR (1949), ALTEN und ORTH (1941) och LEHMANN (1938), som mera utförligt sysslat med dessa frågor.

Zusammenfassung.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE KARTOFFELKRAUTFÄULE.

I. Methoden zur Bestimmung der Resistenz des Kartoffellaubes gegenüber Phytophthora infestans (Mont.) De By.

Vorliegende Arbeit wurde im Herbst 1948 an der staatlichen Pflanzenschutzanstalt in Stockholm begonnen. Die Absicht war, die an verschiedenen Stellen erwähnten Gesichtspunkte betreffs Erfassung der *Phytophthora*-Resistenz vergleichend zu prüfen; im Anschluss daran sollte eine möglichst einfache und genaue Methodik, geeignet für Behandlung eines grösseren Zuchtmateriales, ausgearbeitet werden. Von den theoretischen Fragen, die sich im Laufe der Untersuchungen ergaben, konnten bisher nur wenige eingehender behandelt werden. Zunächst ist eine Mitteilung über den Zusammenhang zwischen der peroxidatischen Wirkung des Kartoffelblattsaftes und der *Ph.*-Resistenz geplant.

In der Einleitung werden einige der Motive erwähnt, die dazu geführt haben, dass bei der Züchtung *Phytophthora*-widerstandsfähiger Kartoffelsorten in Schweden nach zwei Richtungen hin gearbeitet wird; einerseits mit dem Ziel immune Sorten (mit *S. demissum* und *S. tuberosum* als Ausgangsmaterial) zu schaffen, andererseits den sicheren wenn auch nicht vollen Erfolg versprechenden Weg der Zuchtarbeit innerhalb *S. tuberosum* weiterhin zu verfolgen.

Wie bekannt stellen diese Ziele ganz ungleiche Forderungen an die Gestaltung eines biologischen Prüfungstestes. Während die Auswahl von immunen Sämlingen aus entsprechenden Kreuzungs-Familien nunmehr relativ leicht durchzuführen ist, stellt die Beurteilung der mehr oder weniger grossen Anfälligkeit von *Tuberosum*-Abkömmlingen grosse Forderungen an die Genauigkeit und Dienlichkeit des Prüfungstestes. In diesem Zusammenhang wird vor allem die Untersuchung von

Vowinckel (1926) erwähnt, welche u. a. über Erfassung des Resistenzgrades nach Infektion einzelner, von der Pflanze abgelöster, Blätter berichtet. Da diese Methodik eine genaue Observation der nach Ablauf der Fruktifikationszeit gebildeten Sporangien erfordert, und ausserdem eine Beurteilung von ganzen im Gewächshaus infizierten Pflanzen aus verschiedenen Gründen besser geeignet sein dürfte, geringe Resistenzunterschiede hervortreten zu lassen, erschien es geboten auch andere Möglichkeiten einer rutinmässig ausführbaren Resistenzprüfung zu untersuchen. Um Wiederholungen zu vermeiden, wird im folgenden nur über einen Teil der hier ausgeführten Versuche berichtet.

Der Zusammenhang zwischen Resistenzgrad und gewissen Krankheitssymptomen.

Versuch 1. a) Die Anzahl primärer Infektionsstellen, b) die Inkubationszeit und die Grösse der Nekrosen, c) die Luftmyzelproduktion. (Zit. Litteratur: Grechushnikov 1939, Johnson 1947, Sidorov 1937, Vowinckel 1926).

Der Versuch umfasste 40 im Gewächshaus kultivierte Stauden, welche bei Durchführung der Infektion 9—12 Blätter ausgebildet hatten. Zehn verschiedene Sorten waren vertreten. Die stark verdünnte Zoosporensuspension wurde mit einem Zerstäuber (atomizer) möglichst gleichmässig auf die Versuchspflanzen verteilt, die dann in »feuchten Kammern» im Gewächshaus untergebracht wurden.

Die Resultate, berechnet für 10 Fiederblätter jeder Pflanze, finden sich in Tab. 1 a, b, und c (S. 12 u. 16). In der Rubrik »Resistenz» wurden Angaben über das Verhalten der jeweiligen Sorte unter natürlichen Bedingungen aufgenommen. Hierbei bedeutet 0 die höchste Resistenzstufe, 4 die grösste Anfälligkeit (Lindfors 1940). Resultate: a) Die Anzahl der primären Infektionsstellen ermöglichte unter den gegebenen Bedingungen keine sicheren Schlüsse über die Widerstandskraft der verschiedenen Sorten.

b) Weder die Inkubationszeit noch die durchschnittliche Grösse der Nekrosen am dritten Tage nach der Infektion gaben sichere Anhaltspunkte für eine Beurteilung der Sortenresistenz. (Aus anderen Versuchen ging hervor, dass auf diese Weise bei einer Inkubationszeit von ca 2 Tagen nicht einmal immune Sorten von anfälligen unterschieden werden können).

c) Die Bedeutung der Fruktifikationszeit (Zeitspanne zwischen Infektion und Ausbildung der ersten Sporangien) für die Verbreitung der Krankheit auf dem Felde wird in Anschluss an Vowinckel (1926) mit der hierbei wirksamen »geometrischen Progression» erklärt. Doch wird auf Grund gewisser Beobachtungen angenommen, dass die geringen Zeitunterschiede, die sich als Resultat von Laboratorium- und Treibhausversuchen ergeben, unter natürlichen Verhältnissen weitaus vergrössert werden. Während nämlich die Infektion von relativ jungen Pflanzen der Sorte President im Treibhaus eine Fruktifikationszeit von 5 Tagen ergab, fruktifizierte der Pilz auf reifen im Freien wachsenden Stauden der gleichen Sorte erst nach 8 resp. 9 Tagen. Es ist wahrscheinlich, dass sich bei längerer Fruktifikationszeit auch die unter gewöhnlichen Versuchsverhältnissen recht unbedeutenden Differenzen in der Fruktifikationszeit verschiedener Sorten stärker geltend machen. Dazu kommt jedoch, dass die Fruktifikation auch als mehr oder weniger repräsentativer Ausdruck anderer für die Verbreitung des Pilzes bedeutungsvoller Momente aufgefasst werden kann, die auf ähnliche Art von den Resistenzfaktoren der Sorte abhängig sind. (Überleben des Pilzes während »ungünstiger» Klimaperioden, die Chance der keimenden Sporen neue Infektionen zustande zu bringen, usw.).

In Versuch 1. c wurde als Mass der Fruktifikationsintensität die Stärke der Luftmyzelproduktion nach einer 5-gradigen Skala beurteilt.[1] (0=kein Luftmyzel, 4=sehr reichliches L.). Sämtliche Blätter jeder Pflanze wurden gradiert, die Werte addiert, und bei von 10 abweichender Blattanzahl entsprechend umgerechnet. Die Mittelwerte der so erhaltenen vier Summen jeder Sorte finden sich in Tab. 1. c. (S. 16). Aus der Tabelle sowie aus Fig. 1 (S. 17) ergaben sich gewisse prinzipielle Unterschiede im Verlauf der Luftmyzelkurven von anfälligen und widerstandsfähigen Sorten. Diese Unterschiede können am besten durch Beurteilung der Luftmyzelproduktion zu zwei verschiedenen Zeitpunkten erfasst werden: Pflanzen, die zu Ende der Fruktifikationszeit — eigentlich hier sobald auf einem Teil der gleichzeitig infizierten Stauden Luftmyzel sichtbar wird — ein verhältnissmässig gut entwickeltes Luftmyzel aufweisen, können ohne weiteres als relativ anfällig bezeichnet werden. Pflanzen, die an diesem Tage keine oder nur sehr schwache »Fruktifikation» zeigen, werden nach ca 24 Stunden nochmals gradiert. Diejenigen, die weiterhin nur wenig Luftmyzel aufweisen, sind meist die widerstandsfähigsten des geprüften Materiales.

In späteren Versuchen mit 37 Sorten wurde die Infektion mit einer dichten Zoosporensuspension und zwar mit Hilfe einer Pipette durchgeführt (vergl. Fig. 2, S. 27), wodurch sowohl die Beurteilung erleichtert, wie auch die Genauigkeit der Methodik weitaus erhöht werden konnte. Es zeigte sich nämlich, dass (nach gleichmässiger Infektion) die Fruktifikation des Pilzes auf Blättern relativ widerstandsfähiger Sorten fast immer später begann als auf Blättern der Mehrzahl der anfälligen. Demgemäss konnte der grösste Teil der mehr anfälligen Sorten schon am ersten Observationstag ausgewählt werden, was die fortgesetzte Gradierung des Untersuchungsmateriales (ca 120 Stauden) erleichterte. In den späteren Phasen der Erkrankung ergab sich eine deutliche Proportionalität zwischen der Menge des gebildeten Luftmyzels und der Anfälligkeit der Sorten. Die Gradierung des materiales nach einer 5-gradigen Skala konnte am zweiten Tage nach Beginn der Fruktifikation ohne Lupe mit genügender Sicherheit durchgeführt und 24 Stunden später noch einmal kontrolliert werden. Andere Versuche ergaben, dass der geeignete Zeitpunkt für die zweite Gradierung des Materiales von den Kulturbedingungen abhängig ist. Wenn die Versuchspflanzen bei kurzem Tageslicht aufwachsen sinkt ihre Resistenz, was an der kurzen Fruktifikationszeit (knapp 3 Tage) und dem schnellen Fortschreiten der Erkrankung zu erkennen ist. Unter solchen extremen Bedingungen gibt eine zweimalige Gradierung des Luftmyzels mit einem Zeitintervall von 24 Stunden ein falsches Bild von der Widerstandsfähigkeit der Sorten; auch auf weniger anfälligen Sorten ist manchmal die Fruktifikation nach Ablauf von 24 Stunden so stark, dass eine Feststellung des Resistenzgrades unmöglich ist. Die erste nach Abschluss der Fruktifikationszeit durchgeführte Beobachtung des Materiales wird dann besser durch andere Observationen (vergl. Versuch 2) ergänzt.

Versuch 2. Die Grösse (1) und Farbe (2) der Nekrosen nach Beginn der Fruktifikation, sowie die Ausbreitung des Myzels im Blattgewebe (3). (Zit. Litteratur: Behr 1949, Grechushnikov 1939, Lindfors 1940, Meyer 1940, Müller and Behr 1949, Müller und Börger 1941).

Blätter *Ph.*-widerstandsfähiger Sorten zeigen, wie aus verschiedenen Beobachtungen hervorgeht, während ihrer Erkrankung relativ grosse und dunkle Nekrosen

[1] Der Term »Luftmyzel» umfasst hier und im folgenden sämtliche auf den Blättern sichtbar werdenden Organe des Pilzes.

sowie langsamen Myzelzuwachs. Im folgenden sollte untersucht werden, ob diese Überlegung als Basis für einen sicheren Resistenztest dienen könne.
Material: 22 Pflanzen mit je 15—18 Blättern. Die Resultate (wenn nicht anders angegeben Durchschnittswerte von je 2 Pflanzen) finden sich in Tab. 2 (S. 20). Zu den einzelnen Kolumnen der Tab. ist zu bemerken:
Kolumne 1 a: Diameter der Nekrosen. Nur die Nekrosen auf Blättern mittlerer Höhe wurde berücksichtigt.
Kolumne 1 b: Die entsprechenden Mittelwerte.
Kolumne 1 c: Umrechnung der Ziffern aus 1 b nach folgender Skala:

Diameter der Nekrosen in mm. (Kolumne 1 b).	Resistenz (Kolumne 1 c).	
(0,0— 1,0)	(0)	(immun)
> 1,0— 3,5	4	(sehr anfällig)
> 3,5— 7,0	3	
> 7,0—10,5	2	
> 10,5—14,0	1	(sehr widerstandsfähig)

Kolumne 2: Die farbe der Nekrosen wurde wie folgt bewertet:

Stark dunkelbraun	0,5
dunkelbraun	1,0
braun	1,5
licht	2,0

(Summen der Mittelwerte von je 2 Pflanzen).

Kolumne 3: Schätzung (keine genaue Messung!) der Schnelligkeit des Myzelzuwachses im Blattgewebe (1 langsam, 4 sehr schnell).
Kolumne 4: Die Feldresistenz der Sorte. (Meist nach LINDFORS).
Resultate. 1. Die auf Grund des Durchmessers der Nekrosen vorgenommene Gradierung des Materiales zeigte gute Übereinstimmung mit dem erfahrungsgemäss bekannten Resistenzgrad der Sorten.
2. Die Farbe der Nekrosen auf Blättern widerstandsfähiger Sorten (mit Ausnahme von *S. demissum)* war meist verhältnismässig dunkel.
3. Die Schnelligkeit des Myzelzuwachses war geringer bei anfälligen als bei mehr widerstandsfähigen Sorten.

Die oben konstatierten Relationen zwischen Resistenz, Nekrotisierung und Ausbreitung des Myzels im Blattgewebe sind jedoch nur bei anfälligem Versuchsmaterial — und auch da nur unter gewissen Bedingungen — ziffermässig zu erfassen. Deshalb wurde späterhin folgende »Resistenzquote» $\frac{n}{m}$ eingeführt und ihr Wert experimentell überprüft: je mehr die Quote $\frac{n}{m}$ (n=Abstand zwischen Infektionsstelle und der äusseren Grenze der nekrotisierten Zone, m=Abstand von Infektionsstelle bis zur Grenze der vom Myzel durchwachsenen Zone) sich 1 nähert, umso grösser ist die Widerstandskraft der Sorte. Bei Pflanzen mit Resistenzquote 1 wird meist die weitere Ausbreitung des Myzels verhindert. Von solchen Pflanzen dürften vom Standpunkt der *Ph.*-Resistenzzüchtung aus gesehen diejenigen am wertvollsten sein, welche die kleinsten Nekrosen zeigen, d. h. diejenigen die dem Pilze am frühesten Einhalt gebieten können. Obgleich diese Methodik bei Beurteilung des Anfälligkeitsgrades von *S. tuberosum*-Sorten ohne Zweifel schlechtere Resultate liefert als die oben (Vers. 1) geschilderte, kann ihre Anwendung auch bei solchem Material unter gewissen Bedingungen (bei suboptimaler Luftfeuchtigkeit oder als Ergänzung zu anderen Methoden) erwogen werden.

In einem Versuche mit 120 im Treibhaus aufgezogenen Knollenpflanzen wurde am fünften und sechsten Tage nach der Infektion die Quote $\frac{n}{m}$ ohne genaue Messungen festgestellt. Die 38 vertretenen Sorten wurden nach Erfahrungen der Praxis in 4 Resistenzgruppen eingeteilt und die Mittelwerte der Quoten berechnet. Geordnet nach steigender Resistenz ergaben sich die M-Werte 0,37 0,57 0,64 und 0,87. Die Variation war besonders innerhalb der sehr anfälligen und der widerstandsfähigen Gruppe (M=0,37 resp. 0,87) relativ unbedeutend.

Die Anwendung des Resistenztestes.

Versuch 3. Vergleich zwischen Sämlingen von verschiedenen Muttersorten. Mit Hilfe des in Versuch 1 c geschilderten Testes wurde der Resistenzgrad von 25 Sämlingen festgestellt und mit der Widerstandsfähigkeit der resp. Muttersorten verglichen. Wie zu erwarten war ergab sich eine im Hinblick auf die natürliche Variation und die wahrscheinlich recht verschiedene Qualität der Vaterpflanzen zufriedenstellende Übereinstimmung zwischen den Vergleichswerten. (Tab. 3, S. 25).

Versuch 4 und 5. Beispiele für die Ausformung des Testes bei anfälligen und »resistentem» Material. (Zit. Litteratur: GÄUMANN 1946, MÜLLER and BEHR 1949, MÜLLER und BÖRGER 1941).

In Zusammenarbeit mit Doc. Tedin, Sveriges Utsädesförening, Svalöv, wurde im Frühjahr 1949 mit der Prüfung und Auswahl von Sämlingen aus meheren neuen Kreuzungen begonnen. Hierbei wurden an jedem Sämling 3 Blätter infiziert. Nach Beurteilung der Resistenz (unter Anwendung der in Versuch 1 c geschilderten Methodik) wurden kranke Blätter entfernt und die ausgewählten Pflanzen weiter kultiviert. Fig. 2 (S. 27) zeigt die verschieden starke Fruktifikation des Pilzes auf den Blättern von 2 Sämlingen ausgewählt unter 40 Pflänzchen der Kreuzung Ostbote×Sandnudel.

Die Auswahl von *Ph.*-festen Pflanzen (mit *S. demissum* in der Vorfahrenreihe) wurde auf übliche Art durchgeführt. Fig. 3 (S. 28) zeigt das Aussehen von 32 Samenpflanzen sechs Tage nach der ersten Infektion. Da die Frage der Existenz von verschiedenen biologischen Rassen des Pilzes in Schweden noch nicht geklärt ist, muss mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass ein Teil des Versuchsmateriales späterhin durch andere neu auftretende Rassen angegriffen werden wird.

Im folgenden wird über orientierende Versuche berichtet, die sich teils mit der Erfassung des Resistenzgrades nach Infektion von abgeschnittenen Blättern, teils mit der artifiziellen Verseuchung von Observationsparzellen beschäftigten.

In einem der Versuche wurden von der Pflanze abgelöste Blätter in Glasschälchen infiziert und bei ungefähr 20° C und maximaler Luftfeuchtigkeit aufbewahrt. Gleichzeitig wurden auch die Mutterpflanzen in feuchten Kammern im Gewächshaus mit einer Zoosporensuspension beträufelt. Die nach Ablauf der Inkubationszeit zu Tage tretenden Unterschiede zwischen der Reaktion von Mutterpflanzen und abgelösten Blättern waren erheblich; sie wurden wohl vor allem durch die zeitweise höhere Temperatur und geringere Luftfeuchtigkeit im Gewächshaus verursacht. Die ersten nekrotischen Flecke waren kleiner auf den abgelösten Blättern. Die weitere Nekrotisierung des angegriffenen Blattgwebes war auch auf äusserlich im übrigen kaum veränderten abgelösten Blättern ganz unbedeutend. Das Myzel wuchs bedeutend schneller und auch die Fruktifikation war intensiver auf einzelnen Blättern als auf ganzen Pflanzen im Gewächshaus. Diese Beobachtungen, die für eine grössere Anfälligkeit der abgelösten Blätter

sprechen, können zum Teil durch die oben erwähnten Milieuunterschiede erklärt werden. Doch erscheint es fraglich ob die schwache Nekrotisierung des angegriffenen Gewebes ganz mit dem Hinweis auf die äusseren Umstände zu erklären ist.

Die künstliche Verseuchung von Versuchsfeldern. (Zit. Litteratur: Müller 1931, Snieszko e. a. 1947, Vowinckel 1926). Da die weitere Beobachtung und die endgültige Beurteilung der Resistenz der im Gewächshaus ausgewählten relativ widerstandsfähigen Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen auf dem Felde vorgenommen werden soll, werden im folgenden einige Faktoren besprochen, die bei künstlichem Verseuchen von Versuchsfeldern von Bedeutung sind. Unter anderem wird ein Versuch erwähnt, der den Zweck hatte auf einfache Art eine Anzahl von »primären Angriffspunkten» des Pilzes zu schaffen. Dies wurde dadurch erreicht, dass Papiertüten als »feuchte Kammern» über die infizierten Pflanzen gebunden wurden. Es ist anzunehmen, dass diese Massnahme, eventuell gefolgt von vorübergehender künstlicher Bewässerung des Areales, genüge, um eine allgemeine Epiphytie im Versuchsfelde hervorzurufen — natürlich vorausgesetzt, dass ein Teil der auf dem Felde wachsenden Stauden *Ph.*-anfällig ist.

Diskussion. Die früher erwähnten Beziehungen zwischen Resistenzgrad, Grösse der Nekrosen, Schnelligkeit des Myzelzuwachses im Blattgewebe und Fruktifikationszeit können am besten mit der Annahme gedeutet werden, dass gewisse im Zusammenhang mit der Nekrotisierung des Blattgewebes gebildete oder aktivierte Substanzen (Phytoalexine nach Müller und Behr, 1949) das Krankheitsbild auf den Blättern wesentlich beeinflussen. Eine unveröffenlichte mikroskopische Untersuchung des Verf. dieser Mitteilung hat bestätigt, dass die Ursache für die Immunität von *S. demissum*-Sämlingen nicht in der (mangelhaften) Eignung des Blattgewebes, dem Pilze als Substrat dienen zu können, gesucht werden kann (wobei jedoch hier nur der Zustand des noch nicht nekrotisierten oder krankhaft veränderten Blattgewebes gemeint ist). Es ist auch kaum anzunehmen, dass dieser Faktor, also der variierende Nährwert des Gewebes für den Parasiten, die einzige Ursache für die verschieden grosse Anfälligkeit der *S. tuberosum*-Sorten sei. Für diese Ansicht sprechen auch die interessanten Untersuchungen von L. Behr (1949) über die Wirkung der Narkose auf die Resistenz der Kartoffelknollen gegenüber *Ph. infestans.* Behr konnte zeigen, dass sowohl bei anfälligen wie auch bei resistenten Knollen eine verlangsamte Reaktionsgeschwindigkeit resp. Nekrotisierung der befallenen Gewebe von einer erhöhten Anfälligkeit gegenüber *Ph.* begleitet ist. Die Vorgänge im Zusammenhang mit einer eventuellen direkten Beeinflussung der Fruktifikation und des Myzelzuwachses durch Phytoalexine sollen hier nicht näher diskutiert werden. Jedenfalls zeigen gewisse Beobachtungen, dass auch auf Blättern von weniger anfälligen Sorten wie Ackersegen oder Jubel eine relativ schnelle Nekrotisierung des befallenen Gewebes das weitere Vordringen des Myzeles sehr verlangsamen und manchmal ganz verhindern kann. Da auch die Fruktifikation wie erwähnt meist in bestimmter Relation zur Ausformung der Nekrosen steht, scheint die oben besprochene Erklärung der »Funktion» der Nekrotisierung am besten den Tatsachen zu entsprechen. Da eine gründliche Diskussion dieser Fragen über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinaus gehen würde, sei abschliessend teils auf eine kommende Mitteilung, teils auf die Arbeiten von Müller und Behr (1949), Alten und Orth (1941) und Lehmann (1938) verwiesen.

Litteratur.

ALTEN, F. und ORTH, H., 1941. Untersuchungen über den Aminosäuregehalt und die Anfälligkeit der Kartoffel gegen die Kraut- und Knollenfäule (*Phytophthora infestans* de By.) — Phytopath. Zschr. XIII.

BEHR, L., 1949. Über den Einfluss von narkotisch wirkenden Stoffen auf die Wundperidermbildung und die Resistenz der Kartoffelknolle gegenüber *Phytophthora infestans* de By, und Vertretern der Gattung *Fusarium* Lk. — Phytopath. Zschr. XV, 4.

BLACK, W., 1943. Inheritance of resistance to two strains of blight (*Phytophthora infestans* de Bary) in Potatoes. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, LXI, Part 1.

BLACK, W., 1947. Blight in relation to potato breeding. — Ann. o. Appl. Biol. 34/4.

CROSIER, W., 1933. Culture of *Phytophthora infestans*. — Phytopath. 23/9.

GÄUMANN, E., 1946. Pflanzliche Infektionslehre. — Basel.

GRECHUSHNIKOV, A. I., 1939. Role of peroxidase in immunity against *Phytophthora infestans* de Bary. — C. R. (Dokl.) Akad. Sci., URSS, n. ser., 25. Nr. 8.

JOHNSON, J., 1947. Water-congestion and fungus parasitism. — Phytopath. 37, 6.

LEHMANN, H., 1938. Ein weiterer Beitrag zum Problem der physiologischen Spezialisierung von *Phytophthora infestans* de Bary, dem Erreger der Kartoffelkrautfäule. — Phytopath. Zschr. XI.

LINDFORS, Th., 1940. Potatisens sjukdomar i bilder och text. — Lantbruksförbundets Tidskriftsaktiebolag, Stockholm.

MELHUS, I. E., 1915. Germination and Infection with the Fungus of the Late Blight of Potato (*Phytophthora infestans*) — Agr. Exp. St. Univ. Wisconsin. Res. Bull. 37.

MEYER, G., 1940. Zellphysiologische und anatomische Untersuchungen über die Reaktion der Kartoffelknolle auf den Angriff der *Phytophthora infestans* bei Sorten verschiedener Resistenz. — Arb. Biol. Reichsanst. 23/1.

MÜLLER, K. O., 1931. Über die Entwicklung von *Phytophthora infestans* auf anfälligen und widerstandsfähigen Kartoffelsorten. Untersuchungen über die Kartoffelkrautfäule und die Biologie ihres Erregers, II. — Arb. Biol. Reichsanst. 18.

MÜLLER, K. O. and BEHR, L., 1949 »Mekanism» of *Phytophthora*-resistance of potatoes. — Nature, March 26, Vol. 163.

MÜLLER, K. O. und BÖRGER. H., 1941. Experimentelle Untersuchungen über die *Phytophthora*-Resistenz der Kartoffel — zugleich ein Beitrag zum Problem der »erworbenen Resistenz» im Pflanzenreich. — Arb. Biol. Reichsanst. 23/2.

REDDICK, D., 1934. Elimination of potato late blight from North America. — Ptytopath. 24/5.

ROEMER, Th., FUCHS, W. H., ISENBECK, K., 1938. Die Züchtung resistenter Rassen der Kulturpflanzen. — Berlin.

SIDOROV, F. F., 1937. Züchtung *Phytophthora*-widerstandsfähiger Kartoffelsorten. — Phytopath. 27/3.

SNIESZKO, S. F., CARPENTER, J. B., LOWE, E. P. and JAKOB, J. G., 1947. Improved methods for the cultivation and storage of *Phytophthora infestans*. — Phytopath. 37/9.

THUNG, T. H., 1947. Potato diseases and hybridization. — Phytopath. 37/6.

VOWINCKEL, O., 1926. Die Anfälligkeit deutscher Kartoffelsorten gegenüber *Phytophthora infestans* (Mont.) De By. unter besonderer Berücksichtigung der Untersuchungsmethoden. — Arb. Biol. Reichsanst. 14.